

SÉRIE A N° 1816

N° D'ORDRE

2682

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

JEAN LE CALVEZ

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES FORAMINIFÈRES. — I. DÉVELOPPEMENT ET REPRODUCTION.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le — *devant la Commission d'examen.*

4 JUIL. 1938

MM. CAULLERY *Président.*

DUBOSCQ }
CHATTON } *Assesseurs*

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1938

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ

La différenciation somato-germinale

Vu et approuvé :

Paris, le 14 Février 1938

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

Ch. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

G. ROUSSY.

SÉRIE A N° 1816

N° D'ORDRE

2682

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

JEAN LE CALVEZ

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES FORAMINIFÈRES. — I. DÉVELOPPEMENT ET REPRODUCTION.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

MM. CAULLERY *Président.*

DUBOSCQ }
CHATTON } *Assesseurs*

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1938

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

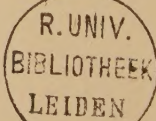
Doyen honoraire..... M. MOLLIARD.
Doyen..... C. MAURAIN, Professeur, Physique du Globe.

Professeurs honoraires	H. LEBESGUE.	BLAISE.	G. BERTRAND.
	A. FERNBACH.	DANGEARD.	ABRAHAM.
	Émile PICARD.	LESPIEAU.	Ch. FABRY.
	Léon BRILLOUIN.	MARCHIS.	Léon BERTRAND.
	GUILLET.	VESSIOT.	WINTREBERT.
	PÉCHARD.	PORTIER.	DUBOSCQ.
	FREUNDLER.	MOLLIARD.	BOHN.
	AUGER.	LAPICQUE.	

PROFESSEURS

M. CAULLERY.....	T	Zoologie (Évolution des êtres organisés).	PAUTHENIER.....	Physique (P. C. B.).
G. URBAIN.....	T	Chimie générale.	De BROGLIE.....	T Théories physiques.
Émile BOREL.....	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	CHRÉTIEN.....	Optique appliquée.
Jean PERRIN.....	T	Chimie physique.	P. JOB.....	Chimie générale.
E. CARTAN.....	T	Géométrie supérieure.	LABROUSTE.....	Physique du Globe.
A. COTTON.....	T	Recherches physiques.	PRENANT.....	T Anatomie et Histologie comparées.
J. DRACH.....	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
Charles PÉREZ.....	T	Zoologie.	COMBES.....	T Physiologie végétale.
E. RABAUD.....	T	Biologie expérimentale.	GARNIER.....	T Mathématiques générales.
M. GUICHARD.....		Chimie minérale.	PÉRÈS.....	Mécanique théorique des fluides.
Paul MONTEL.....	T	Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	HACKSPILL.....	Chimie (P. C. B.).
L. BLARINGHEM.....	T	Botanique.	LAUGIER.....	T Physiologie générale.
G. JULIA.....	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	TOUSSAINT.....	Technique Aéronautique.
C. MAUGUIN.....	T	Minéralogie.	M. CURIE.....	Physique (P. C. B.).
A. MICHEL-LÉVY.....	T	Pétrographie.	G. RIBAUD.....	T Hautes températures.
H. BÉNARD.....	T	Mécanique expérimentale des fluides.	CHAZY.....	T Mécanique rationnelle.
A. DENJOY.....	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	GAULT.....	Chimie (P. C. B.).
L. LUTAUD.....	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	CROZE.....	Recherches. Physiques.
Eugène BLOCH.....	T	Physique.	DUPONT.....	T Théories chimiques.
G. BRUHAT.....	T	Physique.	LANQUINE.....	T Géologie structurale et Géologie appliquée.
E. DARMOIS.....	T	Enseignement de Physique.	VALIRON.....	Mathématiques générales.
A. DEBIERNE.....	T	Physique Générale et Radioactivité.	BARRABÉ.....	Géologie structurale et Géologie appliquée.
A. DUFOUR.....	T	Physique (P. C. B.).	MILLOT.....	Biologie animale (P. C. B.).
L. DUNOYER.....		Optique appliquée.	F. PERRIN.....	Théories physiques.
A. GUILLIERMOND.....	T	Botanique.	VAVON.....	Chimie organique.
M. JAVILLIER.....	T	Chimie biologique.	G. DARMOIS.....	Calcul des Probabilités et Physique Mathématique.
ROBERT-LÉVY.....	T	Physiologie comparée.	CHATTON.....	T Biologie maritime.
F. PICARD.....		Zoologie (Évolution des êtres organisés).	AUBEL.....	Chimie biologique.
Henri VILLAT.....	T	Mécanique des fluides et applications.	Jacques BOUCART...	Géographie physique et Géologie dynamique.
Ch. JACOB.....	T	Géologie.	M ^{me} JOLIOT-CURIE.	Physique générale et Radioactivité.
P. PASCAL.....	T	Chimie minérale.	PLANTEFOL.....	Biologie végétale (P. C. B.).
M. FRÉCHET.....	T	Calcul différentiel et Calcul intégral.	CABANNES.....	Enseignement de physique.
E. ESCLANGON.....	T	Astronomie.	GRASSÉ.....	Biologie animale (P. C. B.).
M ^{me} RAMART-LUCAS	T	Chimie organique.	P REVOST.....	Chimie (P. C. B.).
H. BÉGHIN.....	T	Mécanique physique et expérimentale.		
FOCH.....		Mécanique expérimentale des fluides.		

Secrétaire..... A. PACAUD.
Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK.



PROTISTOLOGICA LXXVI

RECHERCHES SUR LES FORAMINIFÈRES

I. DÉVELOPPEMENT ET REPRODUCTION

PAR

JEAN LE CALVEZ

Chef de Travaux à la Faculté des Sciences de Paris

SOMMAIRE

	Pages
AVANT-PROPOS	164
Plan et but du travail	165
Matériel et technique	166
Historique	170

PARTIE SPÉCIALE

I. <i>Iridia lucida</i>	175
Habitat, récolte (p. 175). — L'animal vivant (p. 175). — Dimorphisme nucléaire (p. 178). — Évolution des schizontes : Aspect végétatif (p. 179). — Division du noyau (p. 181). — Division du cytoplasme, sortie des embryons (p. 183). — Schizogonie chez les espèces <i>diaphana</i> et <i>serialis</i> (p. 186). — Évolution des gamontes : Phases préliminaires (p. 189). — Caryolyse (p. 191). — Apparition du micro-noyau de reconstitution (p. 194). — Multiplication des noyaux secondaires (p. 196). — Le gamète (p. 205). — Copulation des gamètes (p. 207). — Résumé (p. 210).	
II. <i>Planorbulina mediterraneensis</i>	211
Habitat, récolte (p. 211). — L'animal vivant (p. 212). — Dimorphisme des tests : Les tests microsphériques (p. 214). — Les tests mégasphériques (p. 214). — Fréquence relative des deux tests (p. 215). — Sens d'enroulement des tests (p. 216). — Évolution de la forme microsphérique ou forme B : Structure du protoplasme pendant la croissance (p. 217). — Différents aspects nucléaires au cours de la croissance (p. 218). — Phénomènes externes et internes conduisant à la schizogonie (p. 221). — Évolution des formes mégasphériques : Dimorphisme nucléaire : formes A1 et A2 (p. 228). — Formes mégasphériques à évolution schizogonique (A1) (p. 229). — Formes mégasphériques à évolution gamogonique (A2) (p. 231). — Le gamète (p. 240). — Individus polyvalents (p. 241). — Résumé (p. 243).	
III. <i>Patellina corrugata</i>	244
Abrégé du cycle (p. 245). — Évolution nucléaire au cours de la schizogonie : Les noyaux végétatifs (p. 247). — Première mitose schizogonique (p. 249). — Seconde mitose schizogonique (p. 253). — Considérations sur les mitoses (p. 255). — Activités nucléaires et cytoplasmiques pendant la plasmotomie (p. 261). — État nucléaire des gamontes à leur sortie (p. 261). — Résumé (p. 262).	

PARTIE GÉNÉRALE

I. <i>Ectoplasme et endoplasme</i>	263
L'ectoplasme (p. 263). — Les pseudopodes (p. 264). — L'endoplasme (p. 267).	
II. <i>Les noyaux végétatifs</i>	250
Présence et nombre (p. 270). — Forme extérieure et taille (p. 271). — Structure : La membrane (p. 273). — Le caryoplasme (p. 273). — Les endosomes (p. 274). — La chromatine (p. 276).	
III. <i>Les divisions nucléaires</i>	277
Les mitoses typiques (p. 277). — Les mitoses atypiques (p. 278). — Les mitoses douteuses (p. 280). — L'amitose (p. 280).	
IV. <i>Processus généraux de la reproduction</i>	281
La schizogonie : Période de multiplication nucléaire (p. 282). — Période de dégénérescence cytoplasmique (p. 284). — Période de réorganisation embryonnaire (p. 285). — L'embryon (p. 287). — La gamogonie : Espèces à gamètes flagellés (p. 289). — Espèces à gamètes amiboïdes (p. 295). — Le gamète flagellé (p. 297). — Comparaison des processus schizogoniques et gamogoniques (p. 303).	
V. <i>Le trimorphisme</i>	305
Le trimorphisme et la morphologie (p. 305). — Le trimorphisme et la cytologie (p. 311). — Le trimorphisme et le « Polymorphisme initial » (p. 312). — Conclusions (p. 315).	
VI. <i>Le cycle</i>	316
Éléments du cycle (p. 316). — Durée du cycle (p. 317). — Interprétation morphologique et générale du cycle (p. 319).	
RÉSUMÉ D'ENSEMBLE.....	321
Auteurs cités.....	324
Explication des planches.....	330

AVANT-PROPOS

Les recherches qui font l'objet de ce mémoire débutèrent en 1933, à la Station de Villefranche-sur-Mer et continuèrent à partir de 1935 au Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer.

Dans cet avant-propos ce m'est un devoir bien agréable d'exprimer à M. le professeur Duboscq ma profonde reconnaissance. Il m'a d'abord fait l'honneur de m'attacher comme préparateur à la Station Zoologique de Villefranche, puis de m'appeler près de lui comme assistant au Laboratoire Arago. C'est lui-même qui m'orienta sur ces recherches dont il a suivi le progrès et dans un contact journalier j'ai bénéficié de sa compétence en Protistologie.

Mes remerciements vont également à son successeur M. le professeur CHATTON qui, dès son arrivée à la direction du Laboratoire Arago, voulut bien s'intéresser à mes recherches et m'honora de sa confiance en me proposant pour une Chefferie de Travaux devenue vacante.

Je me fais aussi un plaisir d'exprimer à M. G. Trégouboff, sous-directeur de la Station Zoologique de Villefranche, la gratitude que je lui dois pour la bienveillance avec laquelle il m'a fait profiter de sa connaissance de la faune de Villefranche, et facilité la mise en route de ce travail.

Je tiens à remercier également :

M. le professeur M. CAULLERY, membre de l'Institut, de la bienveillance qu'il m'a toujours témoignée et de l'honneur qu'il me fait en acceptant de présider la soutenance de cette thèse.

Le Conseil d'Administration de la Caisse nationale de la Recherche scientifique qui a bien voulu m'inscrire parmi les boursiers depuis 1937 et m'accorder une subvention pour l'illustration de ce mémoire.

La Direction des Archives de Zoologie expérimentale et générale qui a accepté de publier ce travail.

BUT ET PLAN DE CE TRAVAIL

Matériel de choix pour le morphologiste par la multiplicité de ses formes et la finesse de ses structures, le Foraminifère est considéré par la plupart des spécialistes comme un « fossile actuel » dont le seul intérêt réside dans le test, véritable squelette externe, élément solide persistant après la mort. Envisagée sous ce jour et menée de pair avec les géologues, l'étude du groupe a permis des digressions systématiques riches et poussées.

Par contre, nos connaissances sur l'animal vivant, son cycle, sa reproduction sont infiniment plus pauvres; elles se réduisent à un nombre restreint de mémoires, la plupart assez anciens, et à quelques observations fragmentaires obtenues au hasard des récoltes.

Observateur sédentaire dans une station marine, j'ai cherché, au cours des cinq ans qu'ont duré ces recherches, à combler une partie de cette lacune.

Plutôt que de disperser mes efforts sur une poussière de formes, je me suis attaché à suivre en élevage quelques espèces facilement observables sur le vivant. Cet inconvénient de la limitation dans le nombre est compensé largement par l'avantage de la continuité dans le temps et la possibilité de contrôler certaines transformations fugaces, mais capitales. Les cycles de ces quelques espèces forment la partie spéciale du présent mémoire. Dans une partie générale j'ai tenté de coordonner et d'interpréter les résultats obtenus, les complétant par certaines observations isolées faites sur d'autres formes. Enfin, à propos de la gamogonie, je suis

sorti du groupe des Foraminifères pour constater dans celui des Radio-laires une analogie complète des processus finaux.

Certains chapitres ont été laissés presque entièrement de côté. Par exemple tous les problèmes relatifs à la construction du test : étude physico-chimique de la formation du test chez l'embryon et de la sécrétion de nouvelles chambres chez l'adulte, comparaison de la microstructure de tests différents, etc.; de même l'étude du rôle des pseudopodes dans les échanges, et du mécanisme de leur action. En particulier, la question capitale du déterminisme de la sexualité n'est pas encore résolue; seule une étude expérimentale serait décisive; elle reste à faire. Ces problèmes n'ont pas été abordés; non pas qu'ils me paraissent de moindre intérêt, mais j'ai pensé qu'il convenait en première urgence d'aborder les Foraminifères d'un point de vue purement descriptif et évolutif afin de connaître les particularités de leur cycle, laissant à plus tard, même à d'autres, le soin d'entreprendre des recherches expérimentales ou plus spécialisées. Enfin, pour une autre raison, celle de ne pas trop alourdir ce travail j'ai dû réserver à un second mémoire, toute la description ou l'évolution des nombreux parasites et symbiotes qui infestent certaines formes.

Les modalités si différentes rencontrées chez les quelques espèces observées laissent entrevoir que ce travail, loin d'épuiser la question du cycle évolutif des Foraminifères ne représente au contraire qu'une faible contribution à l'étude des processus reproducteurs variés existant dans un groupe aussi polymorphe.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Les Foraminifères étudiés proviennent de gisements fort variés, qu'on peut répartir en quatre groupes : ceux recueillis dans le placton, ceux fixés aux algues littorales et aux *Posidonia*, ceux triés dans la vase du fond, et enfin ceux récoltés dans le produit de grattage des aquariums.

Pour les premiers, les formes observées : *Globigerina*, *Orbulina*, *Hastigerina*, *Tretomphalus*, proviennent surtout des prises de plancton effectuées aux diverses profondeurs de la rade de Villefranche-sur-Mer. L'étude de ces intéressantes espèces pélagiques est compliquée par l'impossibilité de l'élevage et la nécrose rapide de ces organismes fragiles après leur capture.

Tout dernièrement, dans les produits de raclage de l'étroite bande

immergée du « trottoir à Lithothamnion », j'ai trouvé sur les diverses algues encroûtantes, une riche population de *Miliolæ*, *Polystomella crispa* et *Gromia dujardini*; le gisement a été connu trop tard pour que j'en puisse tirer dans ce travail tout le parti désirable.

Les feuilles de *Posidonia* m'ont fourni un matériel copieux en individus mais pauvre en genres. C'est exclusivement de ce support que proviennent *Planorbulina mediterraneensis* (Villefranche) et *Iridia* (Banyuls). Ces espèces fixées, décollées avec soin, se sont montrées les plus favorables à l'élevage.

La vase de fond montre généralement le caractère inverse : de très nombreux genres représentés chacun par une faible quantité d'individus vivants. J'ai pu cependant à Villefranche, dans mes prises les plus profondes (de 100 à 250 m.) ramener assez de spécimens des grands arénacés de mer profonde pour me convaincre que ces espèces aberrantes par le faciès et la taille le sont aussi par le mode de reproduction. Mais l'étude de ces formes est entravée par la rareté des individus, l'impossibilité de l'élevage, et la difficulté de les débarrasser complètement du test arénacé dont les grains ébrèchent le rasoir, interdisant l'obtention de coupes convenables.

Enfin, en raclant les grands aquariums du Laboratoire Arago, j'ai pu récolter quelques petites formes délicates; entre autres *Patellina corrugata*, au cycle très particulier dont l'élevage, réussi avant moi par MYERS, ne présentait aucune difficulté.

Si l'on s'adresse aux espèces de mer peu profonde, certaines formes fixées s'élèvent aisément. Je me suis cantonné dans cette catégorie à seule fin de faciliter la manipulation et le repérage des individus mis en culture. En outre les espèces de cette sorte sont souvent plates et assez transparentes, deux circonstances particulièrement favorables à l'étude « in vivo ». La réussite des élevages est étroitement liée à la propreté de l'eau et au facteur nourriture. Pour les espèces dont l'alimentation est végétale (Diatomées, spores d'algues, fragments cellulaires) il suffit de décoller sans lésion l'animal de son support (*Posidonia* en général) et de le transporter sur une lame de verre ayant séjourné une quinzaine de jours en aquarium éclairé. Le Foraminifère se fixe sans difficulté sur la lame et consomme les Diatomées qui y pullulent. Les espèces à alimentation mixte sont traitées de même, mais il faut leur apporter un complément de nourriture animale; du plancton séché ajouté à l'eau tous les deux ou trois jours suffit largement. Enfin l'eau courante est à préconiser chaque fois qu'on le peut.

L'étude sur le vivant, facilitée par la quasi immobilité de ces Protistes est entravée par un abondant pigment qui ne permet que des observations globales assez réduites, et interdit en particulier toute coloration vitale. Dans les cas de transparence tout à fait favorable les modifications nucléaires peuvent être suivies grâce à la taille et à la limpidité du noyau. Cette étude est une nécessité, moins par la valeur des phénomènes qu'elle livre directement, que par la possibilité de suivre la vie même de l'animal et de repérer à l'aide de modifications simples (rétraction des pseudopodes, expulsion des déchets, construction de kyste, déformation du noyau, etc...) la position et la durée des manifestations internes que seule la cytologie peut élucider (type des mitoses, noyaux des gamètes, etc...). Si l'observation vitale continue demande du temps, elle permet de choisir le moment de fixation et d'obtenir avec certitude le stade nucléaire désiré; elle évite souvent les fixations massives faites au hasard des récoltes, méthode qui n'apporte que des résultats fragmentaires impossibles à sérier, et ne saisit jamais les transformations rapides d'importance capitale.

Pour l'observation des gamètes j'ai eu recours au procédé bien connu de la goutte pendante sur chambre humide. Le Foraminifère présentant les symptômes de la gamogonie est débarrassé des débris qui le recouvrent, puis lavé à la pipette avant d'être déposé sur une lamelle dans la goutte d'éclosion. Toutes ces opérations doivent être conduites avec propreté : filtrage de l'eau de mer, flambage des lamelles, prohibition d'objets métalliques dans la manipulation de l'animal; à ces seules conditions on peut espérer une sortie correcte des gamètes et tenter ensuite la copulation. Les éclosions ont presque toujours lieu la nuit; les gamètes sont assez sensibles à la lumière et il est préférable de les conserver à l'obscurité et au frais.

La fixation du matériel peut être faite par n'importe quel liquide usuel. Cependant les mélanges trop acides sont à bannir; ils provoquent une décalcification intempestive accompagnée de grosses bulles qui modifient la structure cellulaire. La pénétration est très rapide, quelques heures suffisent, et les résultats sont identiques, qu'il s'agisse du Bouin acétique ou trichloracétique, du Zenker, du sublimé acétique préconisé par SCHAUDINN ou du mélange de « Susa » (1) recommandé par FÖYN (1935). Les liquides de Champy ou de Flemming demandent une immersion

1. Voici selon HEIDENHAIN la formule de ce fixateur. Faire dissoudre : sublimé, 4 gr. 5; chlorure de sodium 0 gr. 5; acide trichloracétique 2 grammes; acide acétique, 4 cmc.; eau distillée, 80 cmc.; ajouter au moment de l'emploi, formol neutralisé, 20 cmc.

plus longue (24 heures) mais l'osmiophilie très poussée du cytoplasme végétatif masque fortement les colorations ultérieures.

La taille des objets (les plus petits ont $150\ \mu$) ne nécessite pas un enrobage préalable dans le collodion ou la gélose avant l'inclusion à la paraffine.

Toutes les opérations de déshydratation et d'inclusion se font dans des salières; les temps utilisés sont ceux que VOLKONSKY (1933) préconise pour le traitement des Protozoaires.

Pour la coloration des coupes, après usage de teintures variées, les meilleurs résultats ont été obtenus par l'hématoxyline ferrique de Heidenhain, seule ou suivie du mélange éosine-Orange G, le mélange de Mann (bleu de méthyle-éosine) et la méthode de Feulgen, dont les indications se complètent réciproquement.

Les frottis ont permis d'étudier les gamètes et les dernières phases de la gamétogénèse. La méthode qui donna les meilleurs résultats est celle de GRASSÉ (1926). La goutte d'éclosion des gamètes ou de dilacération d'un individu en gamogonie est transportée sur une lame, à demi étalée, et soumise aux opérations suivantes :

1° Exposer cinq secondes aux vapeurs d'une solution aqueuse d'acide osmique à 1 p. 100 contenue dans une salière de cristal. — 2° Ajouter une trace d'albumine de Mayer qui assurera l'adhérence ultérieure du frottis. — 3° Homogénéiser et étaler avec une aiguille de verre. — 4° Évaporer à demi par agitation. — 5° Plonger quelques secondes dans le Bouin pour coaguler l'albumine. — 6° Laver une heure à l'eau courante. — 7° Mordancer vingt heures à froid dans l'alun de fer et d'aluminium à 1 p. 100. — 8° Rincer à l'eau distillée. — 9° Colorer une demi-heure à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain à 1 p. 100. — 10° Régresser dans l'alun à 1 p. 100.

La réussite dépend du parfait état des gamètes, du degré de dessiccation du frottis, de la finesse de la différenciation. La durée de cette dernière opération étant variable (30 secondes à 20 minutes) selon le résultat cherché, il est quelquefois souhaitable d'avoir sur le même frottis des images plus ou moins régressées. On peut y parvenir très simplement en immergeant incomplètement, puis graduellement, le frottis dans la solution différenciatrice. Une extrémité est très régressée, l'autre peu, avec tous les états intermédiaires intercalés.

Toujours après cette fixation, la coloration d'Altmann à la fuchsine picriquée a fourni quelques résultats inattendus sur les flagelles; la réaction de Feulgen et la méthode de Mann, ont donné des indications complémentaires sur le noyau.

HISTORIQUE

La première monographie importante sur le cycle des Foraminifères est celle de LISTER (1895) sur *Polystomella*, annoncée par une note préliminaire en 1894. Au début de son travail l'auteur fait une révision complète des données et des observations de ceux qui l'avaient précédé dans l'étude de la reproduction des Foraminifères. Ces publications, toutes fragmentaires, offrent surtout un intérêt historique; si je voulais les citer je ne pourrais que copier ce chapitre de LISTER. Je considère donc toute la littérature antérieure à 1894 comme faisant partie du domaine classique et je commencerai à cette date l'énumération des travaux publiés sur ce groupe. Je signalerai cependant, bien qu'antérieure d'un an à la publication de LISTER celle de RHUMBLER (1894), où cet auteur tente de débrouiller dans un mémoire massif les changements nucléaires subis par *Saccammmina sphaerica* (Sars) au cours de son évolution. Il s'étend fort peu sur la reproduction et ne suppose qu'une seule sorte de produits, de structure amiboïdes, dont le noyau serait formé par regroupement de particules chromatiques éparses dans le plasma après la destruction du noyau principal.

LISTER n'a certainement pu prendre connaissance de ce travail qu'à une époque où le sien était presque fini; en cours de publication, il en insère un résumé daté qui ne laisse pas de doute à ce sujet.

LISTER établit pour la première fois qu'au dualisme des loges initiales correspond un dualisme nucléaire et que les deux formes microsphériques et mégalosphériques appartiennent au même cycle. Il pressent même ce qu'HOFKER appellera plus tard le Trimorphisme en constatant que les formes mégalosphériques de certaines espèces peuvent se répéter pendant une ou plusieurs générations.

« Par une de ces coïncidences si curieuses qui se sont déjà produites dans la Science, FRITZ SCHAUDINN poursuivait en même temps sur le même animal des recherches identiques et arrivait aux mêmes résultats, qui furent publiés simultanément par les deux savants bien que travaillant indépendamment et incomplètement inconnus l'un de l'autre. » (HERON-ALLEN 1930.)

En effet la note préliminaire de SCHAUDINN est aussi de 1894 (a). Il y groupe quelques observations de reproduction asexuée chez plusieurs Foraminifères, dont *Polystomella crispa* (Lin.) et fait connaître un processus de division multiple du noyau d'un autre Rhizopode : *Calcituba*

polymorpha. Comme LISTER, l'auteur allemand publie l'année suivante (1895 a) une mise au point sur *Polystomella crispa*, suit l'évolution des deux générations micro et mégalosphérique et décrit la sortie des embryons mégalosphériques de la première et des flagellisporos de la seconde. Il note aussi que de rares individus mégalosphériques ne donnent pas de flagellisporos, mais d'autres embryons. Dans une autre note (1895 b) SCHAUDINN reprend *Calcituba*, en décrit le test, le cytoplasme, le noyau et insiste sur la division particulière de celui-ci, qui précède la formation des embryons. Il fait connaître à la même époque (1895 c) un nouveau mode de reproduction : la « Plastogamie », chez *Patellina corrugata* et *Discorbina globularis*. Pour la première espèce, SCHAUDINN observe la plastogamie à côté du processus normal de formation d'embryons mais n'en tire aucune conclusion quant à l'alternance des deux modes de reproduction. Il étudie surtout le phénomène *in vivo*; ceci le conduit à affirmer que les divisions nucléaires sont de simples morcellements. Il ne voit dans la plastogamie qu'une formation en commun d'embryons par réunion de deux ou plusieurs *Patellina* mononucléaires. Chez *Discorbina globularis* d'Orb. la plastogamie est analogue et consiste en la production interne d'embryons chez deux individus mononucléaires préalablement accolés par leur face plane.

En 1903, dans le premier volume du « Treatise on Zoology » de RAY LANKESTER, LISTER rédige le chapitre des Foraminifères. Pour en illustrer la reproduction, il utilise évidemment *Polystomella crispa*, résume ses observations, celles de SCHAUDINN et précise les phénomènes nucléaires qui accompagnent la naissance des embryons. Nous verrons par la suite l'importance de ce détail.

SCHAUDINN en 1903, lui aussi, dans une publication générale sur les Rhizopodes, consacre quelques pages à *Polystomella*, et ses affirmations relatives à la chromatine des embryons sont en complet désaccord avec le texte de LISTER, précédemment cité. Il réussit en outre la copulation des gamètes et observe le début du développement des jeunes microsphériques, mais ne donne aucune figure, pas plus que dans ses publications antérieures concernant *Polystomella*.

Après cette date la notion biologique de dimorphisme et d'alternance de générations chez les Foraminifères est universellement admise et avec elle la théorie du dualisme nucléaire, due à SCHAUDINN. Les recherches immédiatement postérieures, faites sur d'autres espèces, ne seront que des tentatives de vérification de ces deux conceptions.

Telles sont celles de WINTER (1907). L'auteur y suit le cycle évolutif de *Peneroplis pertusus* Forsk., voit un « agamonte » (microsphérique) produire une multitude d'embryons de « gamontes » (mégalosphériques). Ces derniers à la fin de leur développement donnent naissance à des gamètes dont la copulation deux à deux est le point de départ d'une nouvelle génération microsphérique. Dans ses descriptions le noyau est assimilé au Macronucleus des Ciliés et opposé aux « Gamétochromidies » qui constituent la chromatine des gamètes.

En 1910 LÛCKE reprenant *Saccammina sphærica* émet l'idée d'une alternance de génération, mais LÛCKE ne travaillant que sur du matériel fixé, ne voit sortir ni embryons ni gamètes.

On doit à RHUMBLER (1911) une fort belle mise au point sur les Foraminifères. Après avoir proposé une explication strictement physique à tous les problèmes se rattachant au test, sa forme et sa croissance, l'auteur fait une synthèse logique des résultats de ses prédécesseurs. Il passe en revue le cytoplasme, ses enclaves, commensaux et parasites; les noyaux, le chromidium et leurs rapports réciproques. Avec beaucoup d'esprit critique, il compare les divers modes de reproduction et insiste sur l'altération du dimorphisme provoquée par l'intercalation dans le cycle de plusieurs générations mégalosphériques. Ce travail demeure encore actuellement l'ouvrage d'ensemble le plus complet sur les Foraminifères.

HIRSCH (1912) fait lui aussi appel à *Saccammina sphærica* Sars. Dans un mémoire confus il constate comme LÛCKE deux séries qu'il nomme A et B, la première donnant des embryons, la seconde des flagellisporos [nomination malheureuse puisqu'elle est inverse de celle proposée par SCHLUMBERGER et communément adoptée, où A représente la forme mégalosphérique (génératrice de gamètes flagellés) et B la forme microsphérique (donnant des embryons)]. Dans ses deux séries les noyaux-fils prennent naissance autour de centrioles aux dépens d'un chromidium diffus, sorti du noyau du parent à un stade hypothétique très précoce qu'il avoue n'avoir jamais vu. Apparemment gêné par le fait que le noyau du parent éclate à un certain stade et disperse sa substance dans le plasma, HIRSCH nie cependant toute participation de ce noyau maternel au stock chromatinien de noyaux-fils. Il assimile évidemment noyau principal à un macronucleus somatique, chromidium et centrioles à un micronucleus générateur.

En 1915 HERON-ALLEN groupe quelques observations biologiques sur les Foraminifères. Il tente une explication malheureuse sur la signi-

fication des tests associés en les croyant formés par bourgeonnement. A propos de *Cymbalopora* il attire l'attention sur l'obscurité qui entoure encore le développement des formes pélagiques et suggère que certaines pourraient bien représenter les phases planctoniques d'autres espèces de fond connues sous des noms différents.

Dans une courte note, CUSHMAN (1921), décrit et figure les déplacements observés chez *Iridia diaphana* sortie de son test.

En 1925 LWOFF décrit sommairement la sporogénèse de *Gromia dujardini*, réfute les conclusions de SCHAUDINN et d'AWERINZEW relatives à ce Rhizopode, et nie que les flagellisporos soient des gamètes.

L'année suivante MISS JEFFS (1926) publie des observations plus détaillées sur la même Gromie et analyse la sporulation sans voir de mitoses; elle décrit exactement les spores flagellées et confirme les descriptions de LWOFF.

Dans une série de publications (1925, 1930 *a, b, c*, 1931) HOFKER crée le terme de « trimorphisme » et tente d'expliquer la succession de plusieurs générations mégalosphériques dans le cycle de certains Foraminifères. Malheureusement, l'auteur rétrécit d'emblée la portée du phénomène et ne veut voir que deux générations à grande loge. Il érige cette notion en loi générale, ce qui le conduit à des rapprochements périlleux et souvent contradictoires dans la recherche de ses trois formes B, A1, A2.

Récemment MYERS (1933, 1934, 1935, *a, b*) remet en question toute la reproduction des Foraminifères par des conclusions qui résultent de ses travaux sur *Patellina corrugata* Will. Cette espèce, très spécialisée, boucle en six semaines un cycle dans lequel une schizogonie normale alterne avec une reproduction plastogamique¹ à gros gamètes amiboïdes. En outre, les caractères particuliers des noyaux de *Patellina* permettent à MYERS des observations cytologiques précises sur les modifications de la chromatine, mais l'auteur, sans généraliser ses résultats, en arrive à mettre en doute la réalité de l'intégration des stades de gamètes flagellés dans les cycles des Foraminifères proposés par ses prédécesseurs. KOFOID (1934) soutient les conclusions de son élève d'une manière encore plus catégorique et insinue que les dites zoospores, loin d'être des gamètes seraient plutôt les stades libres de Flagellés parasites des Foraminifères. MYERS en 1936 fait connaître la reproduction de *Spirillina vivipara* Ehr.,

1. Bien que le terme soit le même que celui employé par SCHAUDINN, la plastogamie au sens de MYERS comprend non seulement le rapprochement des tests et la fusion des ectoplasmes, mais aussi une fusion ultérieure des cytoplasmes et des noyaux des gamètes.

autre espèce plastogamique dont le cycle est calqué sur celui de *Patellina*.

Tout dernièrement (1936 a) FÖYN analyse dans une note préliminaire le développement et le cycle de *Discorbina vilardeboana* d'Orb. Il assiste à la production d'embryons à trois ou quatre loges, à la sortie des gamètes biflagellés, et se propose de fournir les détails cytologiques des phénomènes dans une note ultérieure qui n'est sans doute pas encore parue. La même année (1936 b) reprenant *Myxotheca arenilega*, FÖYN observe la reproduction de ce Rhizopode brièvement décrit en 1893 par SCHAUDINN. L'auteur a entrevu la schizogonie, mais s'attache surtout à sérier les transformations nucléaires du processus gamogonique : dégénérescence du noyau primaire, apparition et mitoses des noyaux générateurs, sortie des gamètes.

Enfin, j'ai fait connaître dans une série de courtes notes (1934, 1935 a, 1936 a, b, c, 1937 a, b, 1938) quelques-unes des observations groupées synthétiquement dans ce travail.

En plus de cette littérature spéciale, qui vient d'être brièvement analysée, je n'ai pas cru devoir citer l'immense bibliographie tant zoologique que géologique, se rapportant uniquement aux descriptions de tests et à la systématique du groupe. Pour ces questions de pure morphologie comparée, je renvoie le lecteur aux copieuses références groupées par CUSHMAN (1933) et GALLOWAY (1933) dans leurs derniers traités.

PARTIE SPÉCIALE

I. — *IRIDIA LUCIDA* nov. sp.

A. — Habitat, récolte

Je n'ai récolté cette espèce, à Villefranche comme à Banyuls, que sur les portions vivantes des feuilles de *Posidonia caulini*, provenant d'herbiers abrités de 10 à 20 mètres de profondeur. Les Foraminifères ne sont jamais abondants et les populations côtières sont souvent décimées par les apports d'eau douce aux périodes de pluie et de crue.

Les Posidonies recueillies s'examinent au binoculaire à un faible grossissement; les *Iridia* apparaissent comme de petits disques bruns ou jaunâtres, recouverts très largement d'un test chitinoïde membraneux (voir diagnose : LE CALVEZ 1936 a, p. 115) fréquemment masqué par des débris et des algues encroûtantes.

A l'aide d'un micro-scalpel, la membrane chitinoïde est incisée d'un côté; une pression légère de l'autre refoule la masse protoplasmique qui sort intacte par l'ouverture ainsi ménagée. Cette extraction n'est pas nécessaire lorsque l'animal doit être fixé aussitôt; par contre, si les Foraminifères sont destinés à l'élevage, elle est très utile et permet d'obtenir des individus propres, bien étalés et transparents. Les *Iridia* sont ensuite déposées en eau tranquille, sur des lames de verre; après quelques heures, les pseudopodes sont assez nombreux pour réaliser une bonne adhérence et les lames peuvent être transportées en aquarium d'élevage à eau courante. Le lendemain les animaux ont repris leur forme discoïdale normale, le test chitinoïde est en partie reconstruit et les pseudopodes capturent les diatomées déposées au voisinage.

B. — L'animal vivant

Cette espèce suffisamment transparente, pourvue d'un volumineux noyau réfringent se prête assez bien aux observations sur le vivant. Le procédé le plus commode consiste à placer la lame de culture dans une

de ces petites cuvettes rectangulaires servant aux colorations à plat des frottis. Le microaquarium ainsi constitué se manipule sur la platine du microscope et l'observation de l'animal se fait sans difficulté sous une mince couche d'eau, même avec les objectifs secs les plus forts. On peut suivre les mouvements des pseudopodes, du protoplasme et du noyau; mais la présence d'un pigment brun rend peu fructueuses les colorations vitales.

Les pseudopodes très longs (jusqu'à 20 fois le diamètre du disque protoplasmique) sont groupés dès l'émergence en troncs principaux ramifiés vers l'extrémité. Leur structure, même celle des plus fins, paraît homogène; aucun axe plus solide (stéréoplasme) n'est visible à l'intérieur. Leur activité se manifeste par le déplacement de nombreuses granulations qui circulent rapidement dans les deux sens (400 à 500 μ par minute) et par l'agitation continuelle des extrémités, dressées sur quelques dizaines de μ et terminées par un petit renflement.

La nourriture consiste en diatomées et en débris de toutes sortes; les proies capturées par les pseudopodes sont acheminées vers la bouche sans subir aucune altération en cours de route. Il semble y avoir une sélection assez poussée dans la capture des diatomées; quelques espèces (*Cocconeis*, *Nitzschia*, *Nitzschiella*) sont toujours ingérées à l'exclusion de certaines autres que les pseudopodes ne « mouillent » pas et par conséquent ne peuvent pas entraîner (*Navicula crabro* par exemple). Les aliments sont brassés par une lente cyclose et les débris, frustules vides, sont repris par un courant pseudopodial centrifuge et déposés autour du test où ils s'accumulent en une couronne brunâtre.

Le noyau est partiellement visible, il apparaît comme un sphéroïde réfringent suspendu dans le cytoplasme, y occupant une position variable, et des courants l'animent de rotations irrégulièrement alternées. Notons que la membrane nucléaire est plus épaisse sur le vivant qu'après la fixation; de même, les endosomes, assez gros et contigus *in vivo*, sont plus petits et isolés les uns des autres sur les préparations; le vert de Méthyle colorant avec une électivité parfaite les endosomes, provoque même à dose infime une contraction énergique du noyau qui semble alors placé dans une sorte de vacuole.

Comme SCHAUDINN l'a observé pour *Myxotheca arenilega* (1893) les pseudopodes jouent le rôle principal dans la déformation du corps et dans les déplacements. L'animal peut quitter son test soit spontanément, en cas de jeûne prolongé ou de changements brusques de température, soit

après une manipulation trop brutale. Le départ s'amorce par un groupement des pseudopodes en deux faisceaux opposés, puis le disque protoplasmique s'étire en poire dans le sens du déplacement et sort lentement de la membrane chitinoïde; devenu sphérique dès la sortie, il glisse sur le tronc pseudopodial comme sur une corde. Après un parcours qui peut atteindre plusieurs centimètres, la masse protoplasmique s'arrête, s'affaisse et reprend l'aspect végétatif suivant le processus déjà signalé (LE CALVEZ 1936 a, p. 118).

CONSTRUCTION DU TEST. — Le test chitineux est mince et transparent; les diverses étapes de sa construction peuvent s'observer sur des animaux très récemment extraits de leur enveloppe. Tout d'abord l'individu abandonné dans une position quelconque prend une forme sphérique et adhère de suite à la lame par la portion d'ectoplasme de la couche externe en contact avec le support. De la bouche partent quelques pseudopodes épais, longs et un peu fripés qui finissent par atteindre la lame et s'y amarrer solidement; leur tension fait basculer peu à peu la sphère, la bouche se rapproche du support tandis qu'une couronne de petits pseudopodes surgis tout autour du corps tirent dans toutes les directions et l'obligent lentement à prendre une forme de disque aplati.

Les gros pseudopodes s'organisent en troncs principaux (une dizaine environ), s'allongent et s'arborescent au loin pour chercher la nourriture; les petits pseudopodes sortis de l'ectoplasme externe se modifient. La couronne spumeuse, à bord indistinct, composée de courts éléments enchevêtrés dans tous les sens, se transforme en réseau radial occupant une aire palmée à contour net dont chaque sommet est traversé par un tronc pseudopodial.

Les petits pseudopodes rayonnants se bi ou trifurquent dans leur partie distale pour se raccorder entre eux au moyen d'anses en ogive sur lesquelles se greffent bientôt des anses secondaires. La bordure polygonale qui n'était au début que la simple limite du réseau radial, prend une valeur concrète. Dans son épaissement aucune granulation ne circule plus; ce n'est plus du protoplasme, mais déjà de la pseudochitine. Cette sorte d'enveloppe chitinoïde interrompue au niveau des gros troncs pseudopodiaux nourriciers sert de « fondation » au test; les anses en ogive se rapprochent de la bouche et laissent derrière elles une mince pellicule anhiste, invisible par transparence, mais facilement décelable avec une aiguille fine. Aux angles du polygone il s'établit des sortes d'entonnoirs

aplatis à ouverture sublinéaire que les troncs de pseudopodes empruntent en s'aplatissant eux-mêmes (fig. 1).

Par une mise au point moins profonde du microscope, on constate



FIG. 1. *Iridia lucida*. Début de la construction du test chitinoïde. — Sur le vivant ($\times 120$).

au-dessus de l'animal, l'existence de processus identiques concourant à former la membrane supérieure du test; celle-ci devient visible sous certaines incidences par reflexion de la lumière.

En peu de jours le nouveau test ressemble à l'ancien. Visiblement, l'épaissis-

sement des membranes supérieure et inférieure est uniquement dû à l'action des petits pseudopodes granuleux rampant à leur surface; l'endoplasme n'est jamais en cause pas plus dans la construction que dans la réparation des annexes chitineuses.

C. — Dimorphisme nucléaire

Lorsqu'on examine une population assez nombreuse d'*Iridia lucida* au stade végétatif, on constate que tous les individus sont analogues. Si l'on suit en élevage cette population, il apparaît, par contre, deux évolutions bien distinctes. Alors qu'un petit nombre d'animaux (1 à 2 p. 100 suivant les saisons) sont le siège de processus schizogoniques qui aboutissent à la formation d'embryons, le reste subit une évolution gamogonique se terminant par la libération de gamètes flagellés. Les premiers individus correspondent aux formes microsphériques (B) et aux formes mégalosphériques (A1) à évolution schizogonique des Foraminifères Polythalamies; les seconds sont homologables aux formes mégalosphériques (A2) à évolution gamogonique. Mais il est impossible de distinguer les schizontes des gamontes dans les formes végétatives; les caractères externes du test et du protoplasme, l'aspect en coupe du cytoplasme et du noyau sont identiques. L'incertitude n'est levée qu'à l'apparition des

premiers symptômes de la reproduction. Il en est de même chez les formes voisines : *Iridia diaphana* H.-A. et E., et *Iridia serialis* Le CALVEZ. Des constatations analogues ont été faites par RHUMBLER (1894), LÛCKE (1910) et HIRSCH (1912) chez un autre Foraminifère inférieur : *Saccamina sphærica* Sars dont le dimorphisme est strictement évolutif.

D. — Évolution des schizontes

1^o — ASPECT VÉGÉTATIF

On ne note aucune différence de structure entre les formes jeunes et les formes adultes. Sur une *Iridia lucida* fixée, coupée et colorée (fig. II) le corps protoplasmique est entièrement revêtu d'une membrane anhiste mince et lisse, colorable en gris par l'hématoxyline. Dans la région buccale cette membrane s'épaissit, s'invagine dans le cytoplasme et forme une sorte d'appendice creux signalé la première fois par RHUMBLER (1894) chez *Rhynchosaccus immigrans* et nommé par lui « stomostyle »; nous lui conserverons ce nom.

Le stomostyle est la seule voie de communication entre le protoplasme et l'extérieur; il est coiffé par un bouchon de pseudopodes contractés qui confèrent une striation à l'ectoplasme, chargé de proies. Celui-ci s'épanouit dans le corps et se fond insensiblement dans le plasma végétatif. A cette masse ectoplasmique principale se raccordent en outre deux minces couches appliquées contre la membrane protoplasmique, l'une à son extérieur, l'autre à son intérieur. La seconde paraît correspondre à



FIG. II. *Iridia lucida*. Forme végétative; coupe totale d'un animal de culture. Nombreuses diatomées ingérées. — Bouin, H. F. éosine ($\times 230$).

« l'enveloppe interne » d'AWERINZEW décrite chez *Gromia dujardini*. Toute cette substance ectoplasmique, bien que se colorant un peu différemment du plasma fondamental s'en distingue surtout par sa structure particulière peu vacuolaire et finement granuleuse.

Le plasma fixé montre une structure assez analogue à celle décrite par SCHAUDINN chez *Myxotheca arenilega*. L'action des fixateurs osmiés révèle une grande richesse en inclusions lipodiques sous forme de sphérules de taille diverse, qui empêchent toute autre observation. Les fixateurs ordinaires coagulent le cytoplasme en un réseau irrégulier contenant de nombreuses inclusions nutritives : diatomées, grains d'amidon, amibes, débris végétaux et animaux, ou de déchets : fragments minéraux et celluloses, spicules variés, etc. Certains se colorent après les divers traitements, d'autres ont une couleur propre brun jaunâtre et des formes irrégulièrement sphériques ou globulaires. Ce sont les « Xanthosomes » de RHUMBLER (1894) vus aussi par SCHAUDINN (1899), AWERINZEW (1910), JEPPE (1926) chez *Gromia dujardini*; leur nature chimique et leur fonction dans l'économie de l'animal ne sont bien établies : il semble probable qu'ils représentent des produits d'excrétion.

Après les fixations alcooliques le noyau est souvent séparé du plasma par un espace vide. Cet artefact dû à la rétraction nucléaire avait été constaté par SCHAUDINN autour du noyau de *Myxotheca* après toutes les méthodes de fixation employées, et interprété comme une vacuole péri-nucléaire remplie de liquide incolore. FÖYN (1936 b) reprenant le même matériel, a montré que certains fixateurs appropriés (Susa par exemple) ne provoquaient pas cette altération.

La membrane nucléaire est composée de deux couches. La plus externe, qui est aussi la plus épaisse ($0,8\ \mu$) est formée d'une substance réfringente anhiste se colorant en rose pâle avec le Mann et en jaune-orangé avec l'Orange G. La couche interne, très mince, se colore par contre fortement et possède les mêmes affinités chromatiques que les nucléoles. La substance nucléaire fondamentale est homogène *in vivo*; c'est une gelée très visqueuse dans laquelle baignent les endosomes; on ne peut y découvrir aucun réseau chromatique. Sur les coupes, elle se présente en mailles régulières prenant facilement les colorants acides. Les endosomes placés naturellement aux points nodaux des alvéoles ont servi de centres attracteurs naturels aux molécules précipitées (fig. 1, pl. II). Cette sorte de réseau peu chromatique devient confus dans la région centrale dépourvue d'inclusions.

L'hématoxyline ferrique se fixe énergiquement sur la substance des endosomes, de même que le carmin sous ses diverses formes. Toutes les méthodes qui permettent de différencier convenablement les nucléoles de la chromatine chez les Protozoaires, colorent toujours les endosomes comme les nucléoles vrais; par exemple avec le Mann ils sont de couleur pourpre (fig. 95, pl. VII). Le plus souvent ils sont teintés d'une manière uniforme et semblent homogènes même aux plus forts grossissements. Dans certains individus les endosomes du noyau étaient creusés d'une vacuole centrale incolore, il s'agit là probablement de quelque aspect pathologique. Toujours très nombreux les endosomes les plus volumineux se rencontrent dans les noyaux les plus jeunes; leur taille décroît de la périphérie au centre et contrairement à ceux de *Myxotheca*, les plus excentriques sont déprimés et accolés à la membrane. On les rencontre jusqu'au centre dans les noyaux des jeunes individus, mais vers la fin de la croissance ils subissent une migration centrifuge, abandonnant une aire centrale de plus en plus grande, mais dans laquelle je n'ai jamais pu distinguer de formations qui puissent être interprétées comme les pro-chromosomes filamenteux existant au milieu des noyaux d'une espèce voisine : *Webbinella hemisphærica* (fig. 68, pl. VI) ou *Myxotheca arenilega* (FÖYN 1936 b).

Quel que soit le fixateur employé avant la méthode de Feulgen, le noyau d'*Iridia lucida* reste parfaitement incolore. Il se comporte vis-à-vis de cette réaction nucléaire comme tous les gros noyaux des Foraminifères présentant dans leur cycle des gamètes flagellés et comme font aussi les noyaux des œufs de nombreux animaux pendant le grand accroissement. Le Feulgen ne détecte en outre, dans le protoplasme végétatif aucun élément qu'on puisse homologuer à de la chromatine extranucléaire; seuls les noyaux de certaines proies se colorent en violet vineux intense lorsqu'elles viennent d'être ingérées.

2. — DIVISION DU NOYAU

Je n'ai jamais eu la chance de pouvoir saisir la première et les secondes mitoses malgré l'observation fréquente et suivie de nombreuses formes vivantes; à l'opposé des processus gamogoniques, aucun symptôme macroscopique net ne laisse prévoir qu'un individu est un schizonte dont le noyau va se diviser. Cependant les interphases nucléaires de formes à 2, 4 ou 8 noyaux sont identiques au noyau unique des formes végétatives,

je ne pense donc pas que les premières mitoses soient très différentes des suivantes, dont je décrirai les phases principales.

L'individu ayant fourni les divisions les plus précoces était encore uninucléé dans la nuit qui précéda l'observation. Le lendemain matin quatre noyaux s'étaient formés pendant l'intervalle de neuf heures séparant les deux contrôles. Aussitôt, l'animal fut mis en surveillance,



FIG. III. *Iridia lucida*. Schizogonie; coupe totale d'un schizonte au début de la reproduction. Quatre mitoses synchrones. — Bouin, H. F. éosine ($\times 300$).

les mitoses 4-8 s'annoncèrent au bout d'une heure par une recrudescence de la cyclose. Puis les noyaux brassés et déplacés semblèrent perdre de leur turgescence et se déformèrent sous l'action des courants. Ce malaxage dura un quart d'heure environ au bout duquel un allongement simultané de tous les noyaux précisa l'axe des mitoses ; l'individu fut fixé à ce moment.

En coupe, tous les noyaux se trouvent à la même phase d'une division particulière qui ne semble avoir été décrite chez aucun Protiste. Ils

ont la forme de courts cylindres terminés par deux cupules hémisphériques (fig. III). La couche réfringente externe de la membrane a disparu, il ne subsiste que la partie interne plus colorée. Les endosomes groupés en calottes polaires conservent leurs caractères des noyaux végétatifs : taille, forme, colorabilité. Du sommet de chaque pôle s'épanouit une sorte de bouquet atteignant sa plus grande largeur dans la zone équatoriale ; et formés d'éléments grêles, peu réfringents, arborisés, qui représentent peut-être un fuseau intranucléaire assez particulier (fig. 2, pl. II). Dans une région fusoriale moyenne se trouvent de petits éléments polarisés, rectilignes ou fourchus, que l'on pourrait à la rigueur interpréter comme des chromosomes moussus, peu oxyphiles, analogues à ceux des vésicules germinatives des Poissons par exemple.

Aucun centrosome intra ou extranucléaire bien différencié n'est

visible; aux pôles on distingue seulement deux zones plus foncées, placées chez certains noyaux au fond d'une petite dépression de la membrane.

Au stade suivant (fig. 3, pl. II), les aires centrosomiennes s'enfoncent tandis que les bords des masses-filles se retroussent, ménageant deux cupules arrondies que l'on retrouve dans beaucoup d'anaphases de noyaux de Rhizopodes. Les « chromosomes » entrevus au stade précédent sont ici invisibles : mélangés aux endosomes et à la substance fondamentale fortement polarisée. Puis la mitose s'étirant, l'étranglement médian se resserre, et, à la télophase, les noyaux-fils en forme de poire sont fréquemment rabattus l'un sur l'autre par la cyclose.

Les jeunes noyaux formés reprennent rapidement une forme sphérique; les endosomes et la substance fondamentale perdent leur polarité et se répartissent uniformément dans l'espace nucléaire (fig. 4, pl. II) le stade de repos est atteint (fig. 5, pl. II); il dure quelques heures avant l'apparition des premiers symptômes de la mitose suivante.

Au cours des divisions, des noyaux dégénèrent quelquefois; leurs endosomes s'émiettent, l'ensemble très colorable se déforme de plus en plus, la membrane disparaît et la substance nucléaire se disperse dans le plasma. Parfois aussi, sans doute sous l'influence de conditions défavorables dans la culture, les mitoses se bloquent subitement aux stades 4, 8 ou 16; l'animal peut rester plusieurs semaines dans cet état, mais il ne se nourrit plus et l'inanition prolongée entraîne la mort.

Chez les *Iridia* élevées dans de bonnes conditions toutes les mitoses sont synchrones et peu de noyaux dégénèrent. Le phénomène s'échelonne sur deux à trois jours, mais les dernières divisions sont plus rapprochées que les premières (au moins six heures entre les mitoses 4-8 et une heure entre les mitoses 24-48 du même individu). Il se forme finalement de 30 à 50 noyaux de 20 μ de diamètre, différant seulement du macronucleus maternel par la taille et la minceur de la membrane.

3. — DIVISION DU CYTOPLASME, SORTIE DES EMBRYONS

Les caractères végétatifs de l'animal persistent encore quelques heures après les dernières divisions nucléaires, puis la nappe de pseudopodes se rétracte lentement jusqu'à ne plus former qu'un petit bouquet devant l'ouverture du stomostyle. L'épuration protoplasmique commence à ce moment; elle est tardive, mais rapide et abondante; la teinte générale du corps s'éclaircit, devient plus translucide, tandis qu'une

grande quantité de débris (frustules vides, restes d'aliments, produits d'excrétion) est expulsée par le stomostyle et s'accumule sous le test chitineux devant la région buccale de l'animal. Le phénomène dure à peine deux heures; il est accompagné d'un brassage si vigoureux qu'il se produit des contractions fugaces, glissant lentement à la surface du corps. La membrane cytoplasmique et le stomostyle s'estompent et semblent se



FIG. IV. *Iridia lucida*. Fin de la schizogonie; embryons entassés sous le test chitinoïde maternel; restes stomostylaires du schizonte. — Sur le vivant ($\times 100$).

dissoudre dans le plasma; la viscosité de celui-ci diminue et le disque protoplasmique s'affaisse et s'élargit sur le substratum. Lorsque tout est rentré dans le calme les noyaux se trouvent répartis très régulièrement sur une seule couche dans un plasma fluide et blanchâtre, mais toujours constitué de granules réfringents enrobés dans une pâte homogène.

Après une période d'immobilité assez courte, les noyaux s'animent sur place de lents mouvements de bascule, dus à l'apparition dans leur voisinage de

petits courants protoplasmiques. Ces cycloses locales s'étendent et se transforment en une rotation continue autour de chaque noyau, mais ne se mélangent pas entre elles. C'est le premier symptôme d'activité des noyaux-fils et le début de la schizogonie; bientôt des sillons en mosaïque apparaissent à la surface du corps et quelques indentations sont visibles sur la marge du disque. Les noyaux les plus périphériques s'isolent les premiers au milieu d'une masse cytoplasmique; le processus gagne de proche en proche vers le centre, et en quelques heures tous les embryons sont délimités.

Ces différentes phases peuvent être suivies sur coupes, mais elles ajoutent peu de choses à l'observation sur le vivant. Le cytoplasme maternel, s'il est épuré, reste sous sa forme végétative et ne subit pas les

remaniements profonds qui caractérisent la schizogonie des Foraminifères supérieurs (voir page 223).

Seul le morcellement cytoplasmique fournit des images intéressantes ; au stade le plus précoce, on assiste à la condensation d'un plasma chromatique suivant un réseau à mailles hexagonales encadrant chaque noyau. Une mince bande de cytoplasme granuleux (ectoplasme probablement) apparaît ensuite au milieu des zones de condensation et délimite nettement les contours embryonnaires. Les angles des hexagones s'affaissent peu à peu tandis que l'ectoplasme prolifère et disloque l'assemblage.

Les embryons d'abord polygonaux et assemblés comme les pavés d'un dallage, s'arrondissent et se repoussent mutuellement (fig. iv). La couche cytoplasmique superficielle se revêt d'une mince pellicule interrompue en une petite zone ombiliquée faisant communiquer le plasma embryonnaire avec la masse ectoplasmique emballant les jeunes.

Le stomostyle se forme dans la région ombiliquée sans qu'on puisse bien préciser son mode d'apparition. C'est d'abord une gouttière interne, simple diverticule de la paroi, raccordé tangentiellement à la bouche (fig. 6, pl. II). Par la suite, l'organe s'individualise plus complètement et devient l'appendice creux plongeant librement au sein du protoplasme que l'on connaît chez l'adulte.

La libération des embryons est précédée d'un bouleversement de l'assemblage. Chaque jeune agit pour son propre compte et commence par amasser un bouchon d'ectoplasme à l'entrée de son stomostyle. De là prolifèrent bientôt quelques gros pseudopodes qui dépassent le test maternel et gagnent le support. Les embryons se déforment, s'allongent en poire et sortent lentement la pointe en avant, tirés par leurs pseudopodes traînant derrière eux comme une trace, quelques pseudopodes parallèles (fig. v).



FIG. V. *Iridia diaphana*. Embryon rampant sur le support dès sa sortie du test maternel. — Sur le vivant ($\times 200$)

Dans chaque embryon le noyau est très visible et se place au cours du développement dans la partie renflée, tandis que la bouche occupe la pointe du corps.

Afin de donner un aperçu de la durée des diverses phases de la schizogonie, voici quelques chiffres se rapportant à une *Iridia* observée en mai 1936 :

- 12 mai. — 21 heures : 1 seul noyau.
 13 mai. — 8 — 4 noyaux. L'animal est décollé et transporté sur une autre lame.
 14 mai. — 7 — 6 noyaux.
 10 — brassage intense et déformation des noyaux.
 de 12 h. 30 à 13 h. : mitoses synchrones donnant 12 noyaux.
 15 mai. — 7 — 24 noyaux déformables brassés vigoureusement.
 8 h. 30 mitoses synchrones donnant 48 noyaux.
 10 — début de l'expulsion des débris par le stomostyle.
 12 — fin de l'épuration, affaissement du cytoplasme, emplacements équidistants des noyaux.
 14 — premiers sillons et premières indentations sur les bords.
 15 h. 30 tout le plasma est segmenté.
 18 — les angles des embryons hexagonaux s'arrondissent.
 22 — sortie des premiers embryons.
 23 h. 30 tous les embryons sont sortis et se retrouvent dans un rayon de 1 cm. autour du test maternel vide.

Température de l'eau : 16 à 18° C.

La schizogonie demande donc trois jours depuis la première mitose jusqu'à la sortie des embryons.

Après un parcours d'une durée et d'une amplitude très variables, les embryons s'arrêtent, s'étalent sur le fond et prennent très rapidement les caractères végétatifs de l'adulte. Le stomostyle se forme progressivement par invagination de l'ouverture buccale. Un feutrage de petits pseudopodes construit un mince test chitineux tendu au-dessus du corps tandis que les grands pseudopodes rampant sur le support captent de petites diatomées et les acheminent vers la bouche. La nutrition commence et avec elle l'accroissement de la taille.

4. — SCHIZOGONIE CHEZ LES ESPÈCES *diaphana* ET *serialis*

J'introduis ici la courte description déjà connue (LE CALVEZ 1936 a) des processus schizogoniques chez *Iridia diaphana* H.-A. et E. et *Iridia serialis* n. sp. afin de la corriger et de la comparer à la reproduction asexuée d'*Iridia lucida*.

Dès 1934 j'avais assisté à la formation d'embryons chez les deux espèces indiquées, mais la présence d'un test chitino-arénacé ne m'avait pas permis de saisir le déroulement du phénomène. En particulier je n'ai jamais pu observer convenablement les divisions nucléaires; c'est pourquoi j'avais cru pouvoir affirmer que ces divisions étaient directes. Bien que, même actuellement, je n'ai aucune preuve du contraire, il est fort probable que des mitoses analogues à celles d'*Iridia lucida* se produisent chez *I. diaphana* et *I. serialis*. La figure donnée (1936 a, fig. VI, p. 128) pour un certain stade « champignon » supposé immédiatement postérieur à une division directe, ne serait alors qu'un début d'interphase.

Il semble que dans les trois espèces *lucida*, *diaphana* et *serialis* les embryons soient en nombre inversement proportionnel à leur taille et à celle de l'adulte. En effet, chez la première, les embryons au nombre de 40 à 50 atteignent $60\ \mu$ tandis que les 30 à 40 embryons formés par la seconde mesurent environ $150\ \mu$, et les 10 à 20 de la troisième vont jusqu'à $400\ \mu$.

Mais ce qu'il faut surtout signaler chez les embryons de *I. diaphana* et de *I. serialis* c'est leur très remarquable propriété de devenir pélagiques dès la sortie du test maternel. Je ne peux que répéter ici la description du phénomène :

PHASE LIBRE OU STADE PÉLAGIQUE. — Après un parcours de quelques centimètres, les embryons cessent de progresser. Les longs pseudopodes se rétractent tandis que la mince couche d'ectoplasme qui courait à l'extérieur de la membrane s'épaissit notablement. La forme générale du corps se modifie, l'embryon se ramasse sur lui-même, devient sphérique, gardant une légère protubérance ectoplasmique au niveau de la bouche. Il semble que ce phénomène soit purement passif et dû uniquement à la disparition des pseudopodes locomoteurs qui tiraient sur la membrane protoplasmique, aplatissant le corps avec une déformation plus marquée dans le sens du déplacement.

Puis, sur toute la surface de l'ectoplasme externe on assiste à une poussée simultanée de pseudopodes nouveaux qui atteignent rapidement trois ou quatre fois le diamètre du corps chez *Iridia diaphana* et une à deux fois chez *Iridia serialis*.

Ces pseudopodes particuliers, raides comme des soies, sans anastomoses, que parcourent seulement de rares granulations animées de mouvements très lents, semblent avoir perdu leur pouvoir d'agglutination vis-à-vis des corps étrangers.

A ce stade l'embryon s'affranchit du support, se soulève et obéit aux moindres mouvements de l'eau ; il est devenu un véritable organisme pélagique, flottant grâce à la grande surface que sa nouvelle organisation lui confère (fig. VI), au même titre qu'un Radiolaire dont il a pris grossièrement la forme.

Cette phase, en relation avec la dissémination de l'espèce explique le fait que jamais on ne trouve d'embryons fixés au voisinage d'un test

maternel abandonné, règle qui est constante au contraire dans un genre voisin : *Webbinnella*, et dans tous les groupes de Foraminifères supérieurs à test sécrété.

Ce stade libre n'a pas, que nous sachions, été décrit chez les Foraminifères ; bien qu'il soit probable qu'il existe chez d'autres formes inférieures sous un aspect analogue ou différent. Il se peut

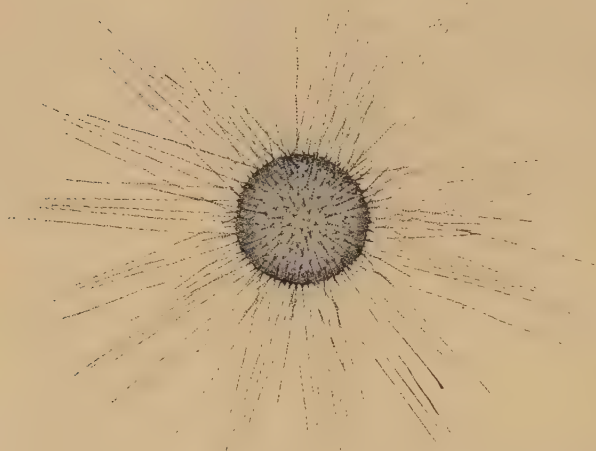


FIG. VI. *Iridia diaphana*. Embryon au stade « pélagique » et ses pseudopodes en « soies ». — Sur le vivant ($\times 200$).

aussi que ces stades aient été observés isolément et pris pour des formes végétatives de Rhizopodes nus.

FIXATION DES EMBRYONS PÉLAGIQUES. — Après un temps variable (de quelques heures à un jour) qui dépend de la température et de l'agitation de l'eau, les embryons pélagiques retombent sur le fond. Très rapidement leur facies se modifie. Un faisceau de pseudopodes normaux sort du bouchon ectoplasmique oral, s'agrippe au support et rampe fort loin. Les pseudopodes « en soie » perdent progressivement leur rigidité, se rabattent et beaucoup disparaissent pendant que l'animal fixé par la bouche bascule sur le côté. Il se déprime, s'étale sur le support par le processus signalé précédemment au sujet de la fixation d'*Iridia lucida* adulte. Le noyau devient visible par transparence, ainsi qu'un stomostyle souvent arqué, différencié pendant la phase pélagique.

Les grandes « soies » rayonnantes régressent complètement et sont

remplacées par le délicat feutrage de petits pseudopodes qui entourent le corps d'une auréole spumeuse. La nutrition commence, et avec elle l'organisation d'un test chitineux. A ce stade, les embryons d'*Iridia serialis* et d'*Iridia diaphana* ressemblent à s'y méprendre à de petites *I. lucida*. Mais il suffit de répandre dans l'eau de fins débris siliceux (en l'occurrence : coton de verre pilonné et sable de Fontainebleau très tamisé) pour constater le lendemain que le test aggloméré typique est constitué. Les pseudopodes ont transporté les éléments sur le test nu, les ont cimentés de chitine et certains auteurs n'ont pas reculé à employer le mot « d'intelligence » pour qualifier le haut pouvoir sélectif des pseudopodes et la perfection de l'assemblage des éléments de l'édifice (cf. HERON-ALLEN 1915).

CROISSANCE. — *Iridia diaphana* arrête là l'édification de son test et se contente d'amasser autour d'elle de nouveaux grains de sable au fur et à mesure qu'elle s'étale.

Iridia serialis accumule le matériel devant le stomostyle et commence la sécrétion de la seconde loge. L'espèce *serialis* passe donc par les stades successifs *lucida* et *diaphana* avant de prendre sa forme définitive.

E. — Évolution des gamontes

Les gamontes sont de beaucoup les plus nombreux parmi les individus recueillis à toute époque de l'année ; ils composent même la totalité des récoltes en été et en automne.

Dans mes cultures, tous les embryons issus de schizontes ont donné des gamètes. Mais il ne faut pas écarter d'emblée la possibilité pour certains embryons de se transformer en schizontes ; le trop petit nombre de sujets observés laisse le problème irrésolu. Il faudrait pour trancher la question, obtenir de nombreux lots d'embryons et les faire se développer dans des conditions différentes de température, nourriture, et luminosité. Cette entreprise est malheureusement rendue peu réalisable par la rareté des schizontes.

1. — PHASES PRÉLIMINAIRES

Extérieurement, le gamonte adulte ne peut se distinguer du schizonte ; les coupes ne permettent pas non plus de lever cette incertitude, aucune image nucléaire particulière ne rend donc possible l'identification précise des individus. On peut même se demander comme HIRSCH à propos de *Saccamina sphærica* (1912) si, à la période végétative, les deux sortes de

formes coexistent ou bien si la divergence dans le mode reproductif n'apparaît que chez l'adulte ?

La fin de la période végétative et l'approche de la gamogonie se traduisent par un phénomène très général chez les Rhizopodes : l'épuration protoplasmique. Il en résulte sur le vivant une décoloration progressive ; l'animal ne se nourrit plus ; les frustules vides, le stercome, les débris minéraux sont acheminés vers la bouche, entraînés par les pseudopodes et déposés hors du test autour duquel ils forment un halo brunâtre caractéristique.

A la fin de ces processus d'épuration le noyau subit de rapides modifications. La première est une augmentation sensible de volume (le diamètre nucléaire d'un individu passe par exemple de $70\ \mu$ à $100\ \mu$ en une heure). Le phénomène est très analogue dans son allure à l'accroissement énorme du noyau de la Grégarine *Echinomera hispida* au moment de l'enkystement (SCHELLACK 1907). Durant ce gonflement rapide, la couche nucléaire achromatique s'estompe progressivement tandis que les gros endosomes pariétaux paraissent être le siège d'un bourgeonnement. En effet, de minuscules sphérules basophiles apparaissent à leur surface, semblant sortir du corps des endosomes, pendant que ces derniers se gonflent et retiennent moins fortement les colorants. Certains même, les plus gros, perdent leur aspect homogène pour laisser voir une aire centrale presque incolore (fig. 7, pl. II). Ce début de résolution nucléaire est assez semblable à la désintégration du gros nucléole décrite par L. LÉGER et O. DUBOSQ (1908) au cours de l'évolution schizogonique d'*Aggregata eberthi* et la suite des transformations nucléaires d'*Iridia* accentue ce rapprochement. Les corpuscules basophiles s'isolent des nucléoles et se dissolvent dans le suc nucléaire. Le reticulum caryoplasmique devient plus colorable, tandis que se différencient dans la masse des sortes de filaments sinueux, très délicats, difficiles à voir, composés de fines granulations, que l'on peut homologuer à l'ébauche du spirème d'*Aggregata*. Il faut peut-être aussi rapprocher d'une telle formation le réseau de « linine » décrit par RHUMBLER (1894) après l'accroissement final des noyaux de *Saccamina* (cf. p. 533 et tabl. XXIII, fig. 64, 65, 67).

Après ces modifications rapides, premiers signes irréfutables du déclenchement des phénomènes gamogoniques, le noyau, dont la réfringence a diminué fortement, se trouve souvent placé à l'opposé du stomostyle. Sa consistance est devenue si fluide qu'une pression le fait éclater et précipite la suite des événements.

2. — CARYOLYSE

Le ramollissement nucléaire, provoqué sans doute par une absorption de liquide, s'accroît si bien que la fluidité atteint celle du plasma. A ce moment le noyau se déforme, prend des contours amiboïdes, puis s'étire dans le sens de la cyclose. Le phénomène s'observe aisément sur le vivant grâce à la transparence du noyau, contrastant avec le plasma translucide, mais sa durée est si courte qu'il passe inaperçu chez beaucoup d'individus n'ayant pas été contrôlés au moment critique. L'étirement se poursuit, les limites nucléoplasmiques s'estompent si bien que le noyau s'étend dix minutes après comme une traînée claire, allongée sur un tiers du corps. Le brassage déforme l'amas nucléaire (fig. VII), le lamine et le découpe en fragments irréguliers de plus en plus petits qui s'incorporent au cytoplasme et plus rien du noyau n'est visible sur le vivant. La caryolyse n'a pas duré plus de quinze minutes à la température de 18 à 20° C.

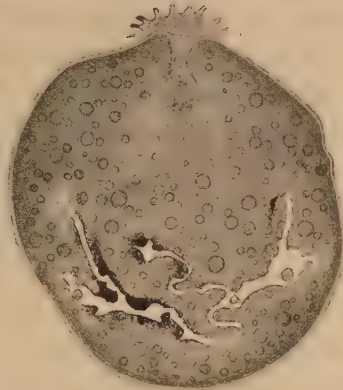


FIG. VII. *Iridia lucida*. Déclenchement de la gamogonie; lacération du noyau; le test et les pseudopodes n'ont pas été représentés. — Sur le vivant ($\times 150$).

La facilité de suivre sur le vivant la marche du processus procure l'avantage de situer avec précision le début de la gamogonie et de pouvoir fixer l'animal à la phase voulue. Il est alors aisé d'établir avec exactitude, aussi bien la corrélation entre les observations vitales et les données cytologiques, que l'ordre de succession des phénomènes rapides conduisant à l'émission des gamètes.

Pour obtenir sur coupes les diverses étapes de la gamogonie la seule difficulté consiste à saisir le déclenchement de la caryolyse; après quoi les *Iridia* sont fixées en double exemplaires une, trois, cinq, dix, vingt, trente, soixante minutes, puis toutes les demi-heures et enfin toutes les deux heures après le début de l'allongement nucléaire; cela jusqu'à l'émission des gamètes. Chaque paire est incluse, coupée et colorée isolément; l'obtention de la série complète du processus demande une quarantaine de préparations à la température de 18 à 20° C. Une température plus basse (14° par exemple) ralentit la marche du phénomène si bien qu'on peut augmenter de 1/2 l'intervalle entre deux fixations successives.

Si une telle méthode prend beaucoup de temps par l'importance et la

durée de surveillance des noyaux végétatifs, elle reste cependant le seul moyen pour serrer de près le phénomène et en laisser échapper le moins possible de phases. La fixation faite au hasard fournit bien des images d'intérêt identique, mais impossibles à sérier.

Sur une *Iridia* fixée une minute après le début de l'allongement, le noyau se présente comme une navette longue du double de sa largeur (fig. 8, pl. II). La membrane nucléaire, chromophile, a perdu toute netteté, son épaisseur a sensiblement augmenté au détriment de la colorabilité et les deux parois se mélangent intimement l'une avec le cytoplasme, l'autre avec le caryoplasme. Les autres constituants nucléaires n'ont varié ni dans leur structure, ni dans leurs positions relatives et les filaments restent toujours difficiles à préciser.

Dans sa note sur *Myxotheca arenilega* Sch. FÖYN (1936 b) signale des phénomènes nucléaires analogues. Il les croit cependant précédés d'une minuscule mitose tangentielle apparue au fond d'une dépression de la membrane nucléaire (cf. fig. 5, p. 280) et observée dans un seul cas. Mais FÖYN ne retrouve pas la mitose sur d'autres figures de caryolyse et invoque l'existence providentielle de grains de sable ayant endommagé les coupes. Sans nier l'existence d'un tel processus et la présence vraiment malencontreuse de grains de sable, on peut objecter à l'auteur qu'il n'a pas établi la corrélation entre l'observation vitale et la coupe, et n'a donc pas de ce fait, plus de raison de placer sa mitose en tête des processus gamogoniques qu'au début de la schizogonie. Quoi qu'il en soit, chez *Iridia* je n'ai jamais vu la caryolyse précédée de phénomènes mitotiques malgré de très nombreuses préparations; c'est le simple éclatement d'une vésicule nucléaire non polarisée.

Les noyaux fixés à la troisième minute diffèrent peu du précédent. La membrane nucléaire est pratiquement disparue mais le contour général du noyau, bien qu'irrégulier, se retrouve encore nettement. Toutefois les gros endosomes périphériques se dispersent, et certains sont presque en contact avec le cytoplasme. Deux minutes plus tard le noyau très étiré est le siège de déformations secondaires et de nombreux endosomes s'isolent déjà dans le plasma et y subissent un début d'allongement; l'image est très comparable à celle de FÖYN (fig. 6, p. 281) sur *Myxotheca*.

HIRSCH (1912) chez une *Saccamina* qu'il signale comme nouvelle sous le nom de *Saccamina epurata* décrit et figure une caryolyse presque identique (p. 236-237, pl. XIII, fig. 1). Il la place avec raison dans l'évolution de la « série B » (série donnant les flagellisporés), mais à l'inverse

de LÜCKE (1910) qui pensait que du matériel génératif nucléaire passait à ce stade dans le cytoplasme, HIRSCH interprète la caryolyse comme une dissolution du noyau purement somatique, tirant son argumentation de la présence précoce dans le plasma de sphérules basophiles qu'il baptise « centrioles » (p. 243). Mais chez *Saccammina*, même après l'épuration, le cytoplasme est tellement embarrassé d'inclusions de toutes sortes qu'il est impossible d'être catégorique sur la nature centriolaire de certaines granulations. Il en est presque de même chez *Iridia*; cependant l'identité des granulations cytoplasmiques basophiles de ce stade avec celles trouvées chez le jeune ou l'adulte permettent de conclure qu'aucun élément générateur n'est visible avant la destruction du noyau.

Quelque temps après (10^e minute) un contact intime s'établit entre le cytoplasme et la masse nucléaire lacérée et tordue par les courants (fig. 9, pl. II). Les gros endosomes de consistance plus fluide s'allongent dans les régions étirées : certains, plus irréguliers et faiblement colorés sont manifestement en cours de dissolution. Un grand nombre des petits endosomes centraux ont disparu ; ceux qui subsistent, plus petits et moins basophiles sont noyés dans un réseau assez précis qui s'amorçait déjà sous forme de filaments aux stades précédents.

La destruction du noyau se poursuit si activement qu'une demi-heure après le début du phénomène on ne retrouve plus grand'chose de la substance nucléaire. Des amas d'endosomes déformés se reconnaissent çà et là en plages tourmentées et effilochées, mais on ne voit nulle trace du reticulum caryoplasmique observé à l'intérieur des noyaux en voie d'allongement. Ce réseau existe peut-être disséminé dans le plasma, mais sa faible colorabilité empêcherait de l'y discerner.

Les amas d'endosomes se fragmentent et se résorbent rapidement tandis qu'apparaissent des traînées plus colorées d'un cytoplasme fait de très fins granules et sans inclusions ni vacuoles. Il faut certainement rechercher l'origine de cette formation dans la disparition du noyau, mais aucune continuité morphologique ne peut être établie. Les deux phénomènes se chevauchent un peu : les traînées chromophiles se rencontrent avant la disparition de toutes les masses endosomiennes, mais celles-ci se dissolvent d'abord dans le plasma environnant sans changer sa colorabilité et les modifications chromatiques n'apparaissent que plus tard. FÖRN 1936, p. 285) fait une remarque analogue et voit dans le cytoplasme de *Myxotheca* des particules de substances sidérophiles sans relation avec la résorption des fragments du noyau somatique.

Chez *Iridia* la substance colorable subit d'abord une migration centrifuge et vient se localiser en une couche corticale de cytoplasme granuleux homogène, comparable à celui que L. LÉGER et O. DUBOSCQ interprètent chez *Nina* et *Aggregata* comme cytoplasme germinatif périphérique (puis central chez *Nina*, entraînant les noyaux dans son déplacement, 1909, p. 60). Ici, cette localisation précise est fugace, la cyclose brasse le tout et la couche chromophile se répartit uniformément dans le cytoplasme à qui elle communique une coloration générale plus intense. Il n'est pas impossible non plus qu'une partie de cette substance soit expulsée par le stomostyle avec les débris ingérés dont l'animal continue à se débarrasser (fig. 10, pl. II). On rencontre en effet des travées colorées convergeant vers le stomostyle, et l'ectoplasme lui-même prend, avec l'hématoxyline, une teinte plus foncée qu'aux stades antérieurs. L'analogie avec les processus homologues d'épuration chez *Myxotheca* serait encore plus frappante (FÖRN, l. c., p. 285)¹.

3. — APPARITION DU MICRONOYAU DE RECONSTITUTION

Le phénomène important auquel on assiste à la fin de la caryolyse (environ 1 h. 1/2 après son déclenchement) est l'apparition d'un petit noyau né manifestement aux dépens du gros.

Malgré tout le désir que j'en eus, le temps considérable passé à la recherche de ce stade et les très nombreuses préparations qui en ont résulté je n'ai pu découvrir l'enchaînement des processus qui, de la désintégration du noyau végétatif, conduisent à la formation d'un micronoyau bien défini. Par analogie avec les Grégarines et les Coccidies où des faits semblables se rencontrent (MILOJEVIC 1925), ce micronoyau semble pouvoir apparaître de plusieurs manières. Il pourrait s'isoler à l'intérieur du macronucleus avant sa destruction et sortir sous une forme nettement définie (*Gregarina cuneata*). Il pourrait aussi comme chez d'autres espèces (*Monocystis*, *Aggregata*) entrer en mitose à la surface du macronucleus mûr et donner pendant la désintégration de celui-ci, deux noyaux-fils libres dans le cytoplasma². J'ai examiné assez de coupes d'*Iradia* en fin de

1. FÖRN signale qu'une partie de la substance colorée est rejetée à travers la membrane; il accompagne son texte d'une figure (fig. 10) représentant une masse colorée sortant par un orifice. Comme ni SCHAUDINN (1893), ni lui n'indiquent de « bouche » à ce Rhizopode, il faut supposer que l'animal épure son protoplasme en perforant l'enveloppe, ce qui paraît assez singulier.

2. Il paraît en être de même chez *Myxotheca*, mais comme FÖRN le remarque, si ses résultats forment une suite logique, ils sont assez fragmentaires. En particulier, entre les figures 4 (paquet de filaments chromatiques au centre du noyau) et 5 (mitose tangentielle), il manque probablement des stades où l'on trouverait une ébauche de micronucleus au repos près de la surface nucléaire.

période végétative pour affirmer que ni l'un ni l'autre de ces processus n'est réalisé ici. Il reste enfin la possibilité pour le micronoyau de se constituer après la désagrégation nucléaire aux dépens d'une chromatine éparsée dans le macronucleus, mais insuffisamment colorable pour y être décelée. Cette troisième hypothèse paraît ici assez vraisemblable et sera adoptée. Il est probable que le réseau presque achromatique apparu dans le noyau après le bourgeonnement des nucléoles représente la chromatine véritable. Peu visible dans un caryoplasme quasi incolore, il devient complètement introuvable au milieu du cytoplasma très sidérophile. Sa condensation doit se produire si rapidement que malgré l'examen minutieux de très nombreux stades plus précoces, on ne trouve jamais aucune area particulière pouvant s'interpréter comme une ébauche de micronoyau¹.

Le micronucleus de reconstitution le plus jeune se trouve chez un individu fixé une heure vingt après le début de la caryolyse. C'est un petit noyau clair, parfaitement délimité par une membrane délicate. On y voit un réseau fragile avec de fines granulations de chromatine aux points nodaux (fig. 11, pl. II). Il mesure 5 μ de diamètre et, si l'on se rappelle le diamètre moyen des gros noyaux primitifs : 80 μ , c'est dire que le volume du petit noyau est plus de 4.000 fois moindre. Aucun centrosome n'est visible à ce stade ni contre la membrane, ni loin du noyau ; ce qui ne signifie nullement qu'il n'y en ait pas ; on verra plus loin que les centrosomes s'évanouissent aux phases de repos.

Au voisinage, le cytoplasme contient des vestiges nucléolaires et des travées de cytoplasme germinatif ; il faut donc bien remarquer que si les trois états figurés : amas d'endosomes, traînées chromophiles, micronoyau de reconstitution sont successifs et dérivent du même phénomène : la caryolyse, — l'apparition de l'un d'entre eux n'est nullement liée à la disparition du précédent.

Par la méthode de Feulgen, les tentatives de coloration du noyau en caryolyse ont toujours été aussi vaines qu'avec le noyau végétatif. Si la chromatine des proies ingérées est décelée par la réaction, celle du Foraminifère ne l'est à aucune des phases décrites. Ces résultats négatifs confirment pleinement ceux de FÖRN (1936 b) où l'auteur constate l'incolorabilité du nucleus végétatif de *Myxotheca* ou de ses fragments pendant les processus caryolytiques. Cette propriété n'est pas exclusive

1. Il se pourrait aussi que les images m'aient échappé ; pour chaque animal la recherche d'une aire de quelques μ sur une quarantaine de sections protoplasmiques 10.000 fois plus grande est assez décevante.

à quelques Foraminifères mais peut, au contraire, être étendue à de nombreuses espèces; nous y reviendrons dans la partie générale. De même, le micronoyau et ses descendants ne donnent aucune réaction positive malgré des hydrolyses poussées et des immersions prolongées dans la fuchsine de Schiff. C'est seulement vers la huitième heure (après la caryolyse) que les mitoses apparaissent en rose pâle; la colorabilité s'accroît aux stades suivants pour devenir intense dans les phases terminales. Des constatations analogues sont faites par FÖYN. Mais hors du groupe des Foraminifères on trouve chez les Protistes de nombreux cas de chromatité progressive ou régressive du noyau au cours de l'évolution.

4. — MULTIPLICATION DES NOYAUX SECONDAIRES

Pour la commodité de la description on peut distinguer trois stades successifs dans la multiplication nucléaire :

Le premier s'étend jusque vers la sixième heure et se caractérise par la constance de la taille des noyaux et la netteté des figures de division. — Le second, compris entre la septième et la vingt-quatrième heure (environ) correspond à la réduction progressive des noyaux et montre une imprécision croissante des mitoses. — Au troisième stade, consacré à l'organisation des gamètes, les noyaux sont minuscules, pycnotiques, et aucune mitose n'est plus visible. La sortie des gamètes (vers la 30-32^e heure) termine l'évolution.

STADE I. — Le petit noyau reste au repos pendant un temps difficile à apprécier mais assez court puisqu'un animal fixé à 1 h. 30 (soit dix minutes après le stade précédent) l'avait déjà en mitose. Je n'ai pas eu le matériel permettant l'étude complète de la première mitose, une figure de prophase prouve seulement qu'elle est identique aux mitoses suivantes. Les premières divisions sont rapides et se succèdent avec de brèves interphases. A 2 h. 30 on compte 4 noyaux, à 3 h. 30 une vingtaine, à 4 h. 30 plus de 50, ce qui donne une moyenne de trente minutes pour la mitose et le temps de repos. Cette multiplication rapide est accompagnée de croissance compensatrice : le diamètre des interphases se maintient à 5 μ . Si les premières divisions nucléaires sont synchrones, les suivantes montrent plus d'irrégularité; et sur un animal fixé à 4 h. 30 les stades nucléaires sont assez nombreux et assez variés pour qu'on retrouve toutes les phases de la mitose dont la description va suivre :

Les noyaux au repos sont à peu près entièrement achromatiques et

difficiles à distinguer du cytoplasme. Limité par une membrane mince, leur intérieur est rempli d'un caryoplasme coagulé en réseau délicat présentant des épaississements aux nœuds des mailles; il ne semble pas y avoir de caryosomes bien nets (fig. 12, pl. III). Au début de la prophase le réseau nucléaire augmente irrégulièrement sa chromaticité. A côté de filaments encore peu colorables on trouve des épaississements plus denses et de nombreuses granulations apparaissent sur les mailles (fig. 13, pl. III).

En fin de prophase la chromatine est organisée en un mince ruban très sinueux pelotonné dans l'aire nucléaire. Bien qu'il soit difficile de l'affirmer le ruban est probablement discontinu et les chromosomes déjà formés (fig. 14, pl. III). Il ne semble pas que la fissure longitudinale se produise à ce stade comme c'est le cas pour les mitoses du sporonte d'*Aggregata eberthi* ou des corps extra capsulaires de *Collozoum inerme* (BĚLAŘ 1926, p. 85, 91). Les centrosomes restent invisibles et doivent être masqués par les chromosomes.

Au stade suivant la chromaticité s'affirme à mesure que les chromosomes se raccourcissent; les sinuosités s'atténuent et l'extrémité libre de certains se voit nettement. Insensiblement l'amas se polarise, chaque chromosome se plie en son milieu, tous les coudes semblent attirés par une petite région excentrique tandis que les branches chromosomiales s'épanouissent en bouquet dans l'aire restante (fig. 15, pl. III). A ce moment deux centrosomes en plaque accompagnés chacun d'un petit fuseau conique, apparaissent l'un près de l'autre dans la région polaire, divergent et cheminent sur la membrane du noyau. Il n'a pas été possible d'analyser la formation des centrosomes et l'époque de leur dédoublement; FÖYN les voit sortir côte à côte de la pelote de chromosomes au début de la prophase des noyaux de *Myxotheca* (p. 287); ils semblent ici tirer leur origine de la membrane nucléaire et y rester adhérents pendant toute la mitose, comme chez les Grégarines, pour s'évanouir aux phases de repos.

Au début de la métaphase l'amas chromosomien s'est contracté dans l'aire nucléaire. Il est composé d'éléments de taille inégale, courts, épaissis et coudés en V (fig. 16, pl. III); les angles apicaux sont resserrés à l'équateur d'un fuseau ramassé et fibreux. La fissuration des chromosomes commence par la région fusoriale et les anses-filles s'écartent l'une de l'autre dans un mouvement de compas glissant sur les fibres du fuseau par leur partie médiane coudée, tout en enchevêtrant leurs extrémités libres.

Le noyau commence à s'étirer avant que les centrosomes atteignent deux pôles opposés, il en résulte une figure nucléaire asymétrique très caractéristique avec une face fusoriale aplatie et une face renflée contenant la plus grande partie des éléments chromatiques.

A ce stade on peut compter (surtout en une vue polaire) deux groupes de 6 chromosomes pliés en V très aigu, et dont les sommets sont aux pôles de la mitose (fig. 17, pl. III). L'inégalité de taille des éléments est très remarquable; les plus courts, semblant les plus rapprochés de l'axe du fuseau, présentent encore leur extrémité recourbée à angle droit dans le plan de la charnière (fig. 18, pl. III). Les autres chromosomes se sont probablement étirés; deux paraissent particulièrement longs et enchevêtrent dans la région gibbeuse du noyau leur partie distale avec ceux de l'autre fuseau. Il se pourrait même que ces grands chromosomes ne soient pas encore complètement clivés et restent adhérents entre eux par leurs extrémités libres comme cela se produit dans certains *Syndinium*. La figure rappelle étonnamment les premières anaphases gamogoniques du Radiolaire *Aulacantha scolymantha* figurées par BĚLAŘ (1926, p. 92, fig. 89 e).

Tandis que les pôles s'éloignent, les grands chromosomes se dénouent (fig. 19, pl. III) et finissent par se mettre en opposition avec ceux de l'autre moitié (fig. 20, pl. III); certaines images donnent l'illusion d'un clivage transversal¹, mais cette apparence n'est que l'achèvement du clivage longitudinal resté incomplet. A la fin de l'anaphase, l'allongement nucléaire est considérable et caractérisé par un rapprochement des moitiés de chaque chromosome; qui se referment progressivement l'une sur l'autre comme les branches d'un compas. Sur certaines figures très allongées les chromosomes ne semblent plus représentés que par six éléments filiformes étirés sur les génératrices de la membrane nucléaire et dans lesquels la structure binaire primitive se retrouve difficilement. Dans les divisions postérieures à la huitième heure les deux branches seront impossibles à distinguer.

Ces fins d'anaphase caractérisées par le maximum d'allongement des chromosomes le sont également par une faible chromaticité des éléments de la mitose. On peut cependant affirmer que la membrane ne disparaît jamais complètement; elle s'amincit et s'étire jusqu'à prendre la forme d'une haltère longue de 6 à 7 fois sa largeur (fig. 21, pl. III), puis le pédoncule se rompt et les deux moitiés s'arrondissent.

1. L'impression est la même devant les figures de BORGERT (1909) relatives aux dernières mitoses gamogoniques d'*Aulacantha* (pl. XV, fig. 47-48).

La reconstitution des noyaux-fils est rapide; les chromosomes se contractent vers le pôle, deviennent plus massifs et récupèrent du même coup leur chromaticité. Puis les images paraissent confuses, les éléments s'entremêlent et se tassent en une calotte polaire (fig. 22, pl. III). Finalement chaque chromosome se fragmente en un grand nombre de grains (fig. 23, pl. III), qui se dispersent dans un noyau redevenu sphérique¹.

L'apparition d'un réseau nucléaire délicat et peu chromatique conduit à l'interphase. Le centrosome n'est plus visible depuis la fin de l'anaphase; masqué à ce stade par la pointe des chromosomes il devient sans doute très peu colorable sur les noyaux quiescents.

À la fin de ce premier stade, le cytoplasme est devenu homogène et se trouve complètement débarrassé des inclusions et débris; il a perdu en outre cette colorabilité diffuse provoquée par la dispersion du cytoplasme germinatif. La coupure placée arbitrairement vers la sixième heure, pour une raison morphologique, correspondrait peut-être à une modification profonde du milieu cytoplasmique. Les noyaux trouvant au début dans le cytoplasme germinatif un matériel facilement utilisable prendraient rapidement la taille du micronoyau de reconstitution. La sixième heure correspondrait à l'épuisement du stock et la diminution de la taille nucléaire dans les stades suivants justifierait cette supposition.

STADE II. — La multiplication intense des noyaux, jointe à la diminution progressive de leur taille caractérise la seconde phase de l'évolution nucléaire gamogonique. Ce stade s'étendant jusque vers la vingt-deuxième heure dure à lui seul plus longtemps que les deux autres réunis.

Le nombre des noyaux augmente très rapidement; pour en donner une idée voici quelques chiffres très approximatifs trouvés dans le champ carré d'un oculaire d'Ehrlich de 50 μ de côté. Les coupes étant faites à 4 μ le nombre donné se rapporte donc à 10.000 μ^3 de protoplasme :

6 heures.....	5 noyaux
12 —	140 —
18 —	400 à 500 —
24 —	1.000 à 1.200 —

La taille des noyaux subit une variation inverse, elle tombe à 3 μ de diamètre vers la douzième heure, à 2 μ vers la dix-huitième heure, 1 μ , 3

1. Ces premières mitoses gamogoniques ressemblent beaucoup à celles décrites dernièrement par FÖYN chez *Myxotheca arenilega* Sch. (1936 a). La suite des processus confirmant cette analogie, je ne citerai plus le travail de FÖYN que pour signaler les quelques différences rencontrées, soit dans la gamogonie d'*Iridia*, soit dans l'interprétation des résultats.

vers la vingt-quatrième et se maintient ensuite à ce chiffre presque jusqu'à la fin de la gamogonie. Les mitoses au cours de l'évolution indiquent aussi une disparition progressive des traits caractéristiques. Si les premières divisions de cette seconde phase rappellent celles du stade précédent, la forme typique des chromosomes s'altère progressivement. On note d'abord un raccourcissement plus marqué en fin de prophase. A la métaphase les centrosomes se portent plus rapidement aux pôles et leur migration n'est pas suivie immédiatement par les plaques-filles. Celles-ci ont, de plus en plus tendance à rester dans la région centrale pour y basculer, ce qui donne des anaphases parfaitement symétriques (fig. 24, 25, pl. III), différentes des phases homologues de mitose plus jeune (voir fig. 19, pl. III). Au fur et à mesure que l'on avance dans les divisions successives les figures se rapetissent et les deux branches des chromosomes se distinguent de moins en moins (ceci peut être aussi par vice de fixation). Vers la douzième heure toute analyse chromosomiale devient impossible, les anaphases montrent deux amas de six éléments massifs et inégaux soudés confusément par leur extrémité supérieure (fig. 26, pl. III). La membrane nucléaire persiste longtemps, mais elle disparaît après les métaphases des dernières divisions.

Sur les petits noyaux de $2\ \mu$ rencontrés vers la vingtième heure, les mitoses sont rares. Dans ces stades terminaux le temps nécessaire à la division paraît être réduit au minimum, et au contraire celui des interphases très long. La chromatine, devenue très fortement colorable même par le Feulgen, est répartie en amas irréguliers de plus en plus denses. Aux anaphases les chromosomes de deux plaques-filles, placés souvent bout à bout, donnent l'illusion de se diviser transversalement.

Vers la vingt-deuxième heure apparaissent deux masses polaires fortement sidérophiles et bien visibles aux télophases (fig. 27, pl. III). Ces masses centrosomiennes prennent de plus en plus d'importance au détriment des chromosomes réduits à des bâtonnets courts et épais; de telles formations se retrouvent aux phases de repos vers la fin du stade II. Les noyaux devenus vésiculeux, très chromophiles, plus colorés à la périphérie qu'au centre, sont remplis d'un réseau indistinct de chromatine orienté confusément vers un, très fréquemment deux granules plus colorés situés en surface et réunis par une desmose indiscutable. Tous les intermédiaires se rencontrent entre les deux éléments jumelés ou polaires, que nous interpréterons comme des centrosomes accrus par un apport de chromatine (fig. 28, pl. III).

L'accroissement du nombre des noyaux se ralentit considérablement à partir de la vingt-deuxième heure, les phases de repos se font de plus en plus longues, les mitoses de plus en plus rares et vers la vingt-quatrième heure les divisions cessent complètement. A ce stade les noyaux sont devenus pycnotiques et ne laissent rien apercevoir de leur structure.

ÉVOLUTION DE LA GRAISSE. — Pour la commodité de l'explication et de l'interprétation des figures suivantes, je résumerai ici toute l'évolution des réserves lipoidiques depuis la caryolyse jusqu'à la fin du stade II.

Pendant toute la période végétative et la caryolyse, les fixateurs osmiés décèlent un abondant matériel lipoidique existant dans le cytoplasme sous forme de sphéroïdes arrondis ou irréguliers (fig. 91, pl. VII) bien visibles sur le vivant en gouttelettes réfringentes colorables en vermillon par le Sudan III et solubles dans l'éther ou le xylol.

Dès les premières mitoses des noyaux générateurs ces amas graisseux se morcellent en éléments plus petits qui atteignent 1 à 2 μ vers la sixième heure.

Pendant toute la durée du stade II la fragmentation de ces gouttelettes va de pair avec la division des noyaux et vers la vingt-quatrième heure on se trouve en présence d'une poussière de minuscules grains noirs, sphériques, dispersés entre les noyaux (fig. 92, pl. VII).

Il est remarquable de constater que cette évolution est, en tout point, semblable à celles décrites par BRANDT (1905) au cours de l'isosporogénèse des Thalassicoles, pour les gouttelettes huileuses du cytoplasme périphérique et par SCHEWIAKOFF (1926) pendant la gamétogénèse des Acanthaires. On pourrait trouver là un argument nouveau, mais détourné, en faveur de l'idée selon laquelle l'isosporogénèse est seule la sporogénèse du Radiolaire.

STADE III. — Au début de ce stade se placent la segmentation du cytoplasme et la poussée des flagelles.

La première peut être suivie sur coupes. Les noyaux se disposent en réseau acquérant une grande régularité. Puis des fentes apparaissent dans le plasmode et isolent des lobules dont le centre est occupé par un seul noyau. Le mécanisme de cette formation n'est pas clairement visible sur coupe, mais tout porte à croire que c'est un simple découpage comme dans la schizogonie. En même temps, les quelques inclusions qui n'avaient pas été expulsées se groupent en îlots jaunâtres disséminés régulièrement.

Sur le vivant le découpage se suit fort bien en employant un grossissement convenable. La teinte blanchit de plus en plus comme l'ont vu

LWOFF (1925) et MISS JEPPE (1926) pour *Gromia dujardini*. Le disque protoplasmique s'aplatit considérablement en même temps que le stomostyle dilaté obture son fond par rapprochement des lèvres. Les noyaux apparaissent comme de petites bulles réfringentes s'animant d'abord d'oscillations sur place, puis de rotations complètes avec déplacements et les énérgides se séparent. Les débris restés dans le cytoplasme s'amassent



FIG. VIII. *Iridia lucida*. Gamogonie; stade « moucheté » provoqué par la condensation des déchets cytoplasmiques en îlots disséminés. — Sur le vivant ($\times 90$).

passivement en îlots plus opaques et donnent à l'animal un aspect moucheté très caractéristique (fig. VIII). Ce stade particulièrement net sur le vivant est un repère précieux pour l'étude des processus terminaux de la gamétogénèse.

Pendant la lobulation, les granulations graisseuses du secteur protoplasmique entourant chaque noyau se condensent en une seule inclusion volumineuse atteignant les deux tiers de la taille nucléaire (fig. 93, pl. VII). Chez les Radiolaires dont la gamogonie est connue (*Thalassicola*, *Acanthometra*) cette condensation n'a pas lieu; les inclusions graisseuses restent éparées dans le corps des gamétocytes et se répartissent à peu près

uniformément au cours des dernières divisions.

L'étude de la poussée flagellaire (comme d'ailleurs celle de toutes les transformations qui suivent) ne peut être faite sur coupes, à cause de l'extrême fragilité des éléments. La seule méthode est le frottis, bien qu'aux stades précoces de bonnes préparations soient rares et difficiles à interpréter. Enfin, dans ces dernières étapes de l'évolution, la concordance des temps n'est pas parfaite entre les divers individus, et il est toujours difficile de relier les frottis aux séries d'images offertes par le matériel fixé *in toto*.

L'*Iridia* choisie, dilacérée très rapidement sur une lame dans une petite goutte d'eau de mer, est traitée par la méthode indiquée au début de ce travail comme s'il s'agissait de gamètes libres. Le premier indice de poussée flagellaire se rencontre sur un frottis exécuté vers la vingt-sixième heure (fig. 29, pl. III). Certains éléments isolés, convenablement colorés se composent d'une masse plasmatique enrobant un noyau massif flanqué d'un espace vacuolaire plus petit et sphérique. La vacuole représente

l'emplacement du globule graisseux dissous au cours du montage; le mode de fixation utilisé (vapeurs osmiques et Bouin) ne permettant pas de le conserver. D'un grain sidérophile accolé au noyau (centrosome ?) part un élément bacilliforme, court et rigide, déformant et perçant même quelquefois la masse plasmatique. Il est difficile de savoir si ce bâtonnet prolongeant le corpuscule sidérophile représente vraiment un début de flagelle, ou bien n'est qu'une émanation du centrosome préparant comme chez les spores de *Syndinium rostratum* une poussée distale de flagelles (CHATTON 1924 b). Des figures immédiatement postérieures et vraiment indiscutables manquent pour trancher la question¹.

Après ces images de signification douteuse, se place un frottis confectionné vers la vingt-huitième heure. Les gamétocytes y sont à un stade beaucoup plus avancé et ressemblent à des Flagellés en division (fig. 30 a et b). Le noyau toujours massif, libéré maintenant de toute connexion flagellaire, se trouve au milieu d'une masse protoplasmique traversée dans toute sa longueur par une centrodesmose joignant deux grains basilaires très colorés. De chaque blépharoplaste partent deux flagelles inégaux l'un de 5 μ , l'autre de 12 à 14 μ , longueurs qu'ils conserveront pendant toute l'évolution. Deux espaces vacuolaires sphériques flanquent le noyau de part et d'autre. L'étirement de certaines figures (fig. 30 a, pl. III) est manifestement dû aussi bien à la brutalité du procédé de frottis qu'à la rétraction inégale des composants peu homogènes; mais sur d'autres gamétocytes (principalement ceux groupés en amas) (fig. 30 b, pl. III) les éléments sont plus globuleux et la longueur du fuseau plus réduite. Les myriades de gamétocytes sont toutes au même stade; ce synchronisme dans les divisions commence après la période de repos qui suit l'individualisation des énergides et persiste jusqu'à l'émission des gamètes. J'ai rencontré ces figures de cinétide en division chez un seul individu, ce qui laisse supposer que le phénomène doit être rapide.

Par contre, les figures suivantes sont de beaucoup les plus fréquentes et persistent au moins pendant trois heures (fig. 31, pl. III). Les gamétocytes parfaitement sphériques, accolés quelquefois par 2 ou 3 quand la dilacération est insuffisante, ne diffèrent du stade précédent que par la disparition de la desmose. Le Feulgen colore intensément la chromatine à tous ces stades; par contre le Mann teint le noyau en bleu et le grain basal de la même couleur.

1. La sortie des flagelles est probablement très rapide, quasi instantanée comme chez les Flagellés où elle a pu être suivie sur le vivant, il faudrait une grande chance pour saisir ce stade sur frottis.

Comme le signale LWOFF (1925, p. 142) ce sont probablement des figures analogues de maturité incomplète que SCHAUDINN a pris chez *Gromia dujardini* pour des copulations; il suffit pour éviter une telle confusion de vérifier l'état des gamètes avant de tenter la copulation.

Sur le vivant les gamétocytes s'agitent en tous sens; en provoquant une déchirure dans la membrane du parent ils sortent en paquets, se séparent et circulent en tournoyant grâce aux battements énergiques des flagelles. Au terme de l'évolution le fourmillement atteint son paroxysme sous la membrane maternelle; les gamétocytes approchent de la maturité et le frottis les montre maintenant binucléés (fig. 32, pl. III). Ces éléments transitoires placés immédiatement avant le gamète typique sont grossièrement oviformes. Ils renferment deux noyaux massifs, contigus, quelquefois comprimés l'un sur l'autre (fig. 32 *b*), mais on ne trouve jamais aucune figure de mitose. Les deux noyaux sont vis-à-vis; lorsqu'il en est de même des sphères graisseuses (« opposition ») (fig. 32 *b*) les flagelles sont face à face et les deux moitiés de l'organisme complètement symétriques. Mais sur les gamétocytes dont les sphérules se trouvent de part et d'autre des noyaux (« quadrature ») (fig. 32 *a*) les insertions flagellaires le sont aussi. Le blépharoplaste semblerait lié plus à la position de l'inclusion graisseuse qu'à celle du noyau, bien qu'aucune connexion ne soit visible entre les deux premiers. A partir de ce stade les grains basaux entrent en régression; leurs contours s'estompent, la colorabilité diminue, mais on les retrouve toujours sur des préparations fortement colorées.

Les gamétocytes expulsés artificiellement sous cette forme achèvent leur évolution en eau libre, ils circulent activement dans tous les sens poussés par leurs quatre flagelles, mais ne doivent pas être confondus avec des copulas. La dernière division se fait en quelques secousses brutales, sans allongement préalable, et donne deux gamètes typiques.

SORTIE DES GAMÈTES. — Dans les conditions normales, la séparation des deux demi-gamétocytes se produit à l'intérieur de la membrane maternelle et tous les gamètes expulsés sont mûrs. L'évacuation se fait par le stomostyle : les lèvres se relâchent passivement et quelques gamètes sortent un à un; puis l'orifice s'élargit et la nuée s'échappe en moins d'un quart d'heure. Certains auteurs ayant assisté au phénomène chez d'autres espèces l'ont comparé à l'émission d'un nuage de fumée; l'image est parfaitement exacte. Après le départ des gamètes les annexes chitineuses restent intactes, le stomostyle pend à l'intérieur d'une sorte de sac représentant l'enveloppe protoplasmique dans laquelle subsistent seulement

les quelques îlots de déchets. Très généralement l'émission se produit à une heure avancée de la nuit; non pas que les gamètes attendent ce moment-là pour sortir, mais la caryolyse se déclenchant presque toujours à la fin de la journée, la dispersion des éléments reproducteurs a lieu de trente-deux à trente-quatre heures après, lorsque l'évolution gamogonique est achevée. J'ai constaté cette sortie nocturne chez presque tous les Foraminifères.

Si les coupes ne donnent aucune indication sur la structure fine des gamétocytes et des gamètes, elles permettent néanmoins de suivre quantitativement l'évolution nucléaire et d'entrevoir la chronologie des divisions successives. Depuis la fin du stade II et pendant les premiers moments de la lobulation, le diamètre des noyaux se maintient à $1\ \mu$, 3, et leur nombre reste constant (de 1.000 à 1.200 par $10.000\ \mu^3$). Juste avant l'époque du prolongement centrosomien la densité nucléaire atteint 2.000 à 3.000 par $10.000\ \mu^3$ et une heure à peine avant la fin de l'évolution ce nombre double une dernière fois tandis que la taille s'abaisse de $0\ \mu$, 9 à $0\ \mu$, 6 (diamètre retrouvé approximativement sur les frottis de gamètes).

Il faut donc placer une première division avant la poussée flagellaire, la seconde est représentée par la bipartition des gamétocytes binucléés, et rien n'empêcherait d'interpréter ces deux dernières divisions comme réductionnelles bien qu'aucune preuve cytologique ne puisse être apportée en faveur de cette hypothèse.

Il est assez curieux de connaître le nombre des gamètes obtenus à partir d'un individu de taille moyenne. En comptant les noyaux d'un petit secteur de coupe, de surface et d'épaisseur connues, on peut étendre à tout l'animal la densité trouvée. Pour une *Iridia* dont le disque protoplasmique a 1 mm. de diamètre et 0 mm. 3 d'épaisseur, on aboutit très approximativement au chiffre astronomique de 70 millions.

5. — LE GAMÈTE

In vivo le gamète d'*Iridia lucida* se présente comme un petit corps globuleux de $1\ \mu$ 5 à $1\ \mu$ 8 de diamètre. Le noyau n'est pas visible, seule l'inclusion graisseuse réfringente pourrait être prise pour lui. La présence et le mode de battement des flagelles sont difficiles à saisir du fait de leur mouvement très vif. Il semble cependant que le plus long procède par enroulement vers l'arrière, tandis que le plus court bat comme une rame. L'organisme est poussé par ses flagelles, c'est un type pulselle.

La piste suivie est irrégulière, saccadée, avec des parcours rectilignes assez courts, la progression en avant est accompagnée d'une rotation si rapide autour de l'axe antéro-postérieur, que je n'ai pu en observer le sens sur des éléments de cette petitesse. Le déplacement linéaire est environ $150\ \mu$ par seconde, soit 75 fois la longueur du corps; vitesse relativement énorme si on la compare à celle des plus rapides Ciliés.

Parfois l'organisme s'arrête, se fixe au support par l'extrémité libre du grand flagelle, il tourne quelques instants autour de ce point fixe à l'aide des battements du petit flagelle, engendrant une surface conique dont l'angle au sommet est assez aigu. Puis toujours fixé, le flagelle le plus long s'affaisse, s'enroule en hélice comme un ressort à boudin et forme deux tours de spire dans lesquels se place le corps (fig. ix). Le gamète reste immobile quelques secondes, puis une détente brutale du ressort libère l'organisme qui repart en tournoyant.



FIG. IX.
Iridia lucida.
Gamète au repos fixé par son long flagelle. —
Sur le vivant
(main levée).

Les gamètes de cette espèce sont doués d'un phototactisme négatif très net. Dans une goutte d'éclosion large de 6 mm., tenue à l'obscurité puis placée horizontalement à 50 cm. d'une fenêtre très éclairée, les organismes sont réunis après 80 secondes le long de la bordure opposée à la lumière. Le phototactisme reste de même sens et de même valeur pendant toute la vie libre du gamète. En goutte pendante tenue au frais et à l'obscurité ils vivent vingt-quatre heures environ; si on accepte ce temps comme minimum en mer libre on voit que ces petits éléments pourraient parcourir la distance déjà appréciable d'une quinzaine de mètres.

Les tentatives de coloration vitale d'organismes si fragiles ne furent jamais très fructueuses. Seul le vert de méthyle colore bien le noyau sans détériorer trop rapidement le gamète. Le réactif iodo-ioduré comme l'acide osmique ajoutés à la goutte d'éclosion fixent presque tous les flagelles en extension et facilitent leur observation, mais le second présente en plus l'avantage de colorer lentement la sphérule graisseuse en brun doré et de diminuer la réfringence du noyau qui apparaît comme une tache grise.

En frottis colorés la structure est identique à celle d'un demi-gamétocyte du dernier stade. On retrouve le noyau massif, l'emplacement du globule graisseux et le blépharoplaste peu net; des deux flagelles hétérodynames le plus petit est toujours braqué vers la pointe du corps (fig. 33, pl. III). Sur les frottis colorés fortement à l'hématoxyline ferrique ou mieux,

traités par la méthode d'Altmann, l'absorption intense du colorant permet de constater l'existence d'un mastigonème (fig. 34, pl. III) très ténu terminant chaque flagelle¹. Le brusque amincissement au départ du mastigonème donne l'impression d'une gaine flagellaire s'arrêtant net avant l'extrémité; le mastigonème pourrait s'interpréter ici, non pas comme un élément terminal, mais comme la portion distale d'un filament axial recouvert dans sa région basilaire. Les deux poils terminaux sont parfaitement égaux en longueur (1 μ environ) bien qu'il soit fréquent de rencontrer des gamètes présentant sans distinction de flagelle un mastigonème intact et l'autre amputé ou absent. Ces flagelles « acronématés » (suivant la dénomination de DEFLANDRE 1934) paraissent assez répandus chez les Foraminifères, bien que je n'aie malheureusement pas eu l'occasion de les étudier sur tous les gamètes signalés dans ce travail (p. 298). La distinction des mastigonèmes nécessite une coloration intense qui empâte le corps de l'élément et interdit souvent toute étude nucléaire ou cytoplasmique; je n'ai pas couru ce risque sur les gamètes obtenus en éclosion unique.

F. — Copulation des gamètes

Cette phase du cycle est difficile à observer; pour cette raison elle fut de tout temps assez contestée et récemment encore MYERS (1935 a) la juge avec un scepticisme peu bienveillant.

LISTER, le premier, supposa (1895) que les éléments flagellés émergeant du test des Foraminifères étaient des gamètes et proposa sans grande preuve de rechercher l'origine des formes microsphériques dans l'union de deux de ces « zoospores ». Mais c'est à SCHAUDINN que revient le mérite d'avoir réussi la copulation des gamètes de Rhizopodes. On lui a bien reproché, et à juste titre, d'avoir confondu certains stades immatures mono et binucléés avec des copulas, mais il est impossible d'invoquer systématiquement cette erreur pour toutes les expériences de copulation de SCHAUDINN. Deux semblent en particulier à l'abri de toute critique : celle de *Trichosphaerium sieboldi* Sch. (1899, pp. 163-164) et celle de *Polystomella cripa* Lin. (1903, p. 500).

Les gamètes de divers individus d'*Iridia lucida* sont tous semblables par la taille et la structure du corps. Il y a donc isogamie, mais l'autogamie

1. La méthode des frottis secs à la Nigrosine, recommandée par DEFLANDRE pour cette étude, ne donne que des déboires, le colorant précipite au contact de l'eau de mer et de grands cristaux de sel marin apparaissent à l'évaporation.

ne se réalise jamais. Sous une morphologie identique on arrivera certainement à trouver des différences subtiles d'ordre très général, car cette impossibilité de copulation entre les gamètes d'un même individu n'est propre ni à *Iridia*, ni aux Foraminifères, mais s'étend à la plupart des isogamètes. Deux conditions sont nécessaires pour réussir la copulation; la propreté et l'obscurité. Un troisième facteur intervient indirectement: la température. Son élévation pendant la période estivale favorise le développement des bactéries et diminue par là les chances de succès.

Les *Iridia* présentant des signes synchrones de gamogonie sont retirées de leur test chitineux, lavées abondamment sous un jet d'eau de mer puis groupées dans une salière immergée dans un cristalliseur contenant de l'eau de mer filtrée. La bonne marche des phénomènes gamogoniques est contrôlée de temps en temps et les individus sont mis en gouttes pendantes le plus tard possible lorsque les premiers gamètes sortent. De cette manière l'émission se fait dans une goutte propre et pauvre en germes bactériens. Les éclosions sont placées au frais et à l'obscurité pendant six heures. On choisit deux gouttes dont les gamètes sont très mobiles, puis avec une pipette stérile on prend une partie de chacune d'elles et le mélange est dilué dans un peu d'eau de mer. La goutte pendante de copulation posée sur chambre humide est placée aussi à l'obscurité. Après un temps assez variable (de trois à huit heures) dû peut-être à une maturation physiologique des gamètes, les premières paires se forment et peuvent être observées au microscope. Mais les observations *in vivo* de la copulation seront toujours rapides; la lumière intense concentrée sur la goutte entrave la bonne marche du processus.

Les gamètes s'accolent le plus souvent par la région d'insertion des flagelles (fig. x a). Le couple se déplace en tourbillonnant autour du point de contact, s'arrête et s'anime de tremblements sur place, puis recommence sa course désordonnée. Aux brefs moments de repos on peut voir les insertions flagellaires de part et d'autre du point d'accolement (fig. x b). Puis les gamètes se tassent l'un sur l'autre (fig. x c) la surface de contact s'agrandit, la limite entre les deux éléments s'estompe et disparaît, la copula d'abord étranglée au milieu (fig. x d) s'ovalise, s'arrondit (fig. x e) et continue assez longtemps une vie flagellée. Après quoi les flagelles disparaissent sans qu'on puisse dire s'ils se détachent ou s'ils sont résorbés et la copula tombe au fond de la goutte; les sphérules graisseuses n'ont subi aucune modification et se retrouvent intactes dans le cytoplasme. Le phénomène peut être contrôlé sur frottis (fig. 35 a, b, c, pl. III). Comme

ni les appariages, ni les cytogamies ne sont synchrones, un seul frottis exécuté vers la fin permet d'avoir toutes les phases de la copulation.

Je n'ai jamais pu en goutte pendant dépasser ce stade dans l'évolution des copulas. A ce moment (douze à vingt heures après la mise en goutte)¹ des bactéries se développent le long des bords et sur la face libre, de nombreux gamètes se désintègrent et tout meurt rapidement dans un milieu devenu très septique. Le dernier stade visible est une copula

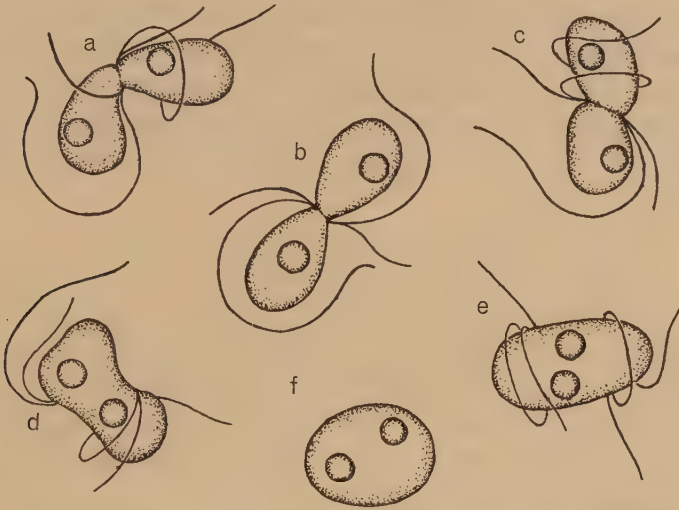


FIG. X. *Iridia lucida*. Copulation des gamètes. a, b, accollement par la région d'insertion flagellaire; c, tassement des gamètes l'un sur l'autre; d, e, union des cytoplasmes; f, disparition des flagelles. — Sur le vivant (main levée).

arrondie, sans flagelles, mais encore binucléée (fig. x f); les deux noyaux, bien que très rapprochés, ne sont pas encore en caryogamie.

Tous les autres moyens, aussi ingénieux fussent-ils, pour suivre en espace limité le développement ultérieur du zygote, sont demeurés vains, soit par le décès des éléments dans trop peu d'eau, soit par l'impossibilité de les retrouver dans beaucoup de liquide. Le seul procédé qui m'a permis d'élever des jeunes après la copulation est le suivant : un rhizome de *Posidonia* muni de ses feuilles vertes est immergé dans un aquarium à eau courante. De nombreuses *Iridia* en gamogonie insérées entre les feuilles s'y fixent suffisamment pour n'être pas entraînées par le courant. Quinze jours après, un grattage minutieux permet de rencontrer dans les résidus quelques minuscules *Iridia* nues, mais typiques d'une vingtaine de μ .

1. Ces chiffres sont uniquement valables dans les conditions de l'expérience; il est fort probable qu'en mer libre la copulation se déroule plus rapidement

de diamètre. Le même grattage sur un autre pied non ensemencé ne donne rien, il faut donc supposer que les petites *Iridia* proviennent de copulas ayant continué leur développement.

Une absence d'un mois et demi a malheureusement interrompu la suite des observations, au retour trois individus seulement ont été retrouvés sans preuve d'origine certaine; l'un a donné des embryons et les deux autres ont eu une évolution gamogonique. Ceci me semble trop anormal pour ne pas supposer que les deux gamontes aient pu être amenés jeunes par la canalisation d'eau de mer; ce mode de peuplement a été constaté maintes fois dans les aquariums. Le cas contraire établirait la possibilité pour des individus nés par copulation de donner à leur tour des gamètes; la très grande rareté des schizontes dans cette espèce renforcerait cette hypothèse.

G. — Résumé

1. Les individus végétatifs d'*Iridia lucida* n. sp. se présentent sous une forme unique, mononucléée, contenue dans un test chitinoïde, discoïforme fixé le plus souvent à des supports végétaux. L'étude de la reproduction permet de distinguer deux séries évolutives : la schizogonie et la gamogonie, différentes par la fréquence, les modifications nucléaires et la nature des produits finaux.

2. Les schizontes sont très rares, leur évolution se caractérise par un petit nombre de mitoses successives découpant le noyau en une quarantaine de noyaux-fils. La lobulation cytoplasmique aboutit à la formation d'embryons mononucléés présentant les caractères de l'adulte.

3. Dans les espèces *diaphana* et *serialis* les embryons passent avant de se fixer, par un stade pélagique sphérique de durée variable, dû à la transformation des pseudopodes en nombreuses « soies » raides hérissant la nappe ectoplasmique externe.

4. Les gamontes sont de beaucoup les plus abondants. La gamogonie débute par la destruction rapide du noyau devenu très gros, combinée à la reconstruction d'un micronucleus. Le petit noyau entre aussitôt en mitose et sur les premières divisions on peut dénombrer 6 chromosomes en V. Il se forme ainsi plusieurs millions de noyaux minuscules devenant chacun le centre d'un gamétocyte.

Du centrosome nucléaire de chaque gamétocyte poussent deux flagelles inégaux insérés au même point; deux divisions successives des systèmes flagellaires et des noyaux (les premières très en avance sur les secondes)

clôturent la gamogonie et aboutissent à la libération souvent nocturne de gamètes minuscules ($1 \mu 5 \times 3 \mu$) pourvus de deux flagelles acronématés inégaux ($\pm 5 \mu$ et $\pm 13 \mu$), d'un noyau massif et d'une sphérule graisseuse.

5. La copulation des gamètes ne se fait bien qu'à l'obscurité. C'est le début d'une nouvelle génération d'*Iridia* dont on peut soupçonner certains individus d'être aussi des gamontes.

6. Pas plus le noyau végétatif des gamontes que celui des schizontes ou des embryons n'est colorable par le Feulgen. La réaction est encore négative pendant la caryolyse des gamontes et les premières mitoses génératives qui suivent; elle devient progressivement positive vers la fin de la gamogonie et colore très intensément la chromatine des gamètes.

II. — PLANORBULINA MEDITERRANENSIS D'ORB.

A. — Habitat, récolte

Cette espèce, type de la famille des *Planorbulinidae*, est une forme de mer tempérée chaude. On peut la récolter abondamment en Méditerranée sur les feuilles de *Posidonia caulini*, Zosteracée qui forme de véritables prairies sous-marines dans les zones sablo-vaseuses de faible profondeur.

Le Foraminifère très fortement adhérent à son support végétal est incapable de déplacement, la récolte s'en trouve simplifiée; il suffit d'arracher à la drague les feuilles de *Posidonia* et de les observer sur les 2 faces au faible grossissement d'une loupe binoculaire pour y rechercher les Planorbulines. Celles-ci sont décollées avec ménagement, mais l'adhérence à la Posidonie est si forte que l'opération se termine souvent par la rupture de quelques loges. Ces individus détérioriés doivent être fixés aussitôt; ils sont impropres à la mise en culture; les fractures du test se réparent très mal, le protoplasme devient promptement la proie des Ciliés et des Bactéries.

Un si abondant matériel m'a permis d'observer un grand nombre de formes vivantes et d'en inclure et couper plus de 6.000 à tous les stades du développement, tant de culture que de mer libre. Cette étude me mit souvent en présence d'individus malades ou parasités; les cas pathologiques furent soigneusement séparés de l'évolution nucléaire, et les descriptions qui suivent ne sont que le déroulement des processus normaux, recoupés un grand nombre de fois.

B. — L'animal vivant

Assez souvent le test n'est pas directement visible. Il est masqué par un revêtement protecteur formé de débris et de grains de sable. Il a été montré (LE CALVEZ 1934, p. 285) que cette croûte protectrice était construite par l'animal à l'aide de ses pseudopodes et qu'elle intéressait aussi

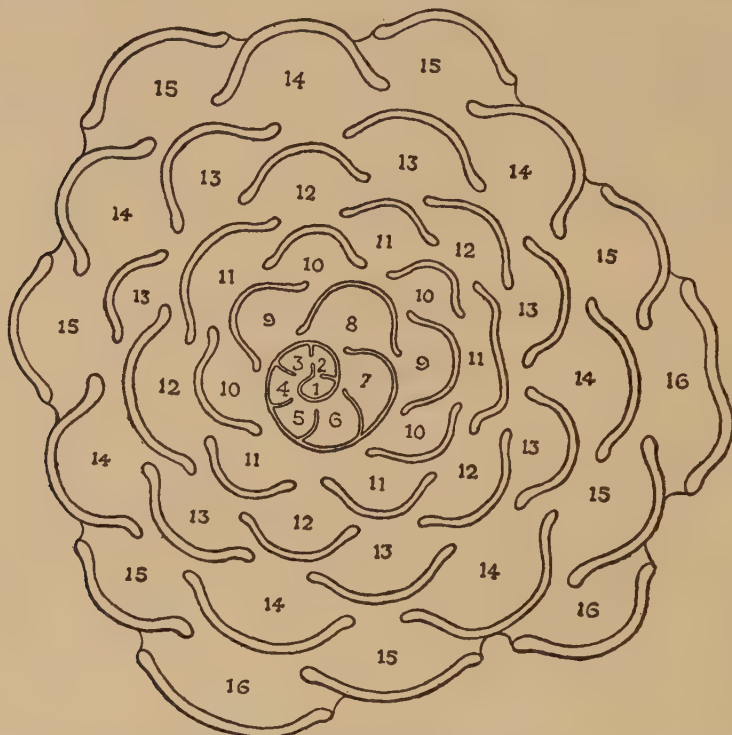


FIG. XI. *Planorbulina mediterraneensis*. Coupe optique semi-schématique d'un test mégasphérique entier, montrant l'arrangement des loges et la position des foramens ($\times 100$).

bien le test que les gros troncs pseudopodiaux rayonnants. Ce fait semble fréquent chez beaucoup de Foraminifères, BRADY l'avait signalé (1884, p. 660, pl. CXV, fig. 4, 5) pour *Truncatulina lobatula*, W. et J., HERON-ALLEN (1915) pour *Discorbina* sp. HOFKER (1930 a) observe la formation de kystes de boue assez analogues chez des espèces libres : *Miliolina circularis* (p. 79) et *Eponides repandus* (p. 88); je l'ai observé moi-même chez de nombreux *Rotalidés* (s. lat.) et *Miliolidés* libres ou fixés. Le phénomène, sans paraître spécifique, semble toutefois caractéristique d'une période de la vie de certaines espèces.

Dégagé de son revêtement, le test apparaît comme une rosette discoïde

aplatie, de contour circulaire, et formée d'un grand nombre de loges. Sur la face libre (ventrale) les loges sont un peu recouvrantes et semblent s'organiser en couronnes concentriques. Sur la face de fixation (dorsale) toutes les loges sont vues par leur plus grande dimension et l'organisation des chambres successives se dévoile clairement. Au centre, l'arrangement est typiquement spiral pendant un certain nombre de loges, puis apparaît (fig. XI) un foramen supplémentaire (ici à la loge VIII) qui amorce une autre croissance spirale dans le sens inverse de l'enroulement des premières loges. Sur chacun de ces deux foramens opposés s'agence une chambre (IX, IX) pourvue elle aussi de deux ouvertures ; c'est la fin de la croissance spirale uniaxe et le début d'un arrangement qui semble anarchique. En réalité la croissance reste harmonieuse puisque les loges pourvues chacune de deux ouvertures s'organisent sur deux spirales enroulées en sens inverse. Il se forme ici 4 loges d'ordre 10, 5 d'ordre 11, 5 d'ordre 12, 7 d'ordre 14, 7 d'ordre 15 ; les loges d'ordre 16 ne sont qu'au nombre de 3 ; l'animal a été sacrifié avant qu'elles soient toutes formées.

Les bouches sont réalisées par les ouvertures des dernières loges et de ce fait, sont toutes marginales. Elles affectent la forme d'un orifice ovale ou semi-lunaire bordé ventralement par une petite lèvre. Sur la face de fixation on note qu'au-dessous des foramens des loges internes, subsiste souvent une large perforation circulaire ou ovale. Ces ouvertures supplémentaires ménagées dans le mur dorsal sont les restes des bouches successives, incomplètement obturées ; elles servent à l'épanouissement des pseudopodes fixant l'animal au support. En plus de ces ouvertures, toute l'épaisseur du test est criblée de perforations. Ces orifices cylindriques et abondants sur la face fixée sont moins nombreux et creusés en entonnoirs sur la face libre. Dans les parois contiguës de deux loges voisines ils sont toujours face à face.

Le test, calcaire, est transparent ; vide il est incolore excepté au centre où les premiers tours de spire sont brunâtres. Cette coloration, due à l'épaississement et à la pigmentation de la membrane chitinoïde qui tapisse tout le test, existe aussi aux foramens et pour la même raison. Le revêtement chitinoïde n'est interrompu qu'aux ouvertures buccales marginales et dorsales. Il existe au niveau des perforations, qui ne livrent jamais passage aux pseudopodes, contrairement aux affirmations de RHUMBLER (1911, p. 224), et ne peuvent jouer un rôle que par osmose.

Le test rempli de son protoplasme vivant prend les plus belles couleurs

suivant l'âge ou l'alimentation. Il varie du brun vert au rose saumon, mais blanchit par élimination des pigments au moment de la gamogonie.

Les pseudopodes visibles sont rectilignes, très réfringents, peu anastomosés. Leur longueur moyenne atteint le diamètre du test, de fines granulations y circulent lentement dans les deux sens. Ils sortent en bouquets serrés des ouvertures marginales; quelques-uns se groupent en troncs et prolongent plus loin leur action. Enfin, sous le test circule une nappe de pseudopodes, véritable couche ectoplasmique qui assure une adhésion solide du test au support.

C. — Dimorphisme des tests

Bien que WINTER (1907, p. 105) n'ait jamais trouvé aucune forme microsphérique de *Planorbulina*, le dimorphisme de cette espèce est cependant nettement caractérisé. Mais la distinction entre mégalosphériques et microsphériques ne peut être basée sur les dimensions des coquilles adultes comme cela est possible chez les *Nummulites*; les deux formes arrivent l'une et l'autre à la taille maximum de 2 mm. L'arrangement général des loges ne peut non plus servir comme pour les *Miliolæ*, il est ici identique. Seul l'examen dorsal pratiqué au grossissement suffisant permet d'évaluer la taille des loges centrales et de discerner les deux sortes d'individus¹.

1. LES TESTS MICROSPHÉRIQUES. — Le proloculum, sphérique, mesure de 11 à 14 μ ; il communique par un goulot tubulaire étroit avec une série de loges croissantes d'arrangement spiral (fig. XII). La seconde loge est plus petite que le proloculum dont la taille n'est égalée que par la quatrième. Vers la loge XVII un foramen postérieur amorce une nouvelle série de loges à enroulement opposé, et la suite de l'assemblage des chambres devient identique dans les deux formes.

Les perforations commencent sur la face dorsale à la loge III et sur la face ventrale vers la loge XVIII.

2. — LES TESTS MÉGALOSPHERIQUES. — La première loge est ovale et son diamètre moyen varie de 23 à 56 μ suivant les individus. A la suite se succèdent quelques loges à arrangement spiral (fig. XIII), leur nombre est

1. Dans ce travail, j'adopterai indifféremment cette dénomination classique de microsphérique et mégalosphérique, et celle plus simple proposée par SCHLUMBERGER et MULNIER-CHALMAS (1883) de forme B (= microsphérique) et forme A (= mégalosphérique) communément admise depuis.

de 7 à 15, suivant que la première loge est grande ou petite. Ici se termine l'arrangement spiral type par l'apparition déjà signalée d'une loge tristylique origine de la pseudo-anarchie cyclique.

Les foramens assez étroits sont situés comme chez les microsphériques sur la bordure d'enroulement.

Une exception déjà signalée (LE CALVEZ 1934, p. 287) doit être faite pour le foramen 2-3. Il est appliqué contre la face dorsale et de position médiane sur le tour de spire. Ce foramen est encadré sur les faces dorsales des loges II et III par deux fenêtres triangulaires obturées seulement par la membrane chitinoïde interne.

Les perforations commencent à la 3^e loge sur la face dorsale et à la 8^e ventralement.



FIG. XII. *Planorbulina mediterraneensis*. Microphotographie de la partie centrale d'un test microsphérique. — Hypochlorite, baume de Canada ($\times 200$).



FIG. XIII. *Planorbulina mediterraneensis*. Microphotographie de la partie centrale d'un test mégalosphérique. — Hypochlorite, baume de Canada ($\times 200$).

3. — FRÉQUENCE RELATIVE DES DEUX TESTS. —

Les formes A et les formes B diffèrent surtout par l'abondance avec laquelle on les rencontre. Sur 839 individus adultes recueillis pendant une année, 804 étaient mégalosphériques et 35 microsphériques, soit 95,8 p. 100 des premiers pour 4,2 p. 100 des seconds. Cette proportion globale annuelle varie suivant la saison, nous en reparlerons à propos du trimorphisme. Un si faible pour-

centage des formes B est la règle chez les Foraminifères où cette forme a été sérieusement recherchée. LACROIX (1933) trouve un chiffre encore plus faible (environ 1,6 p. 100) chez *Textularia sagittula*, LISTER (1895) donne 3 p. 100 pour *Polystomella crispa* et SCHLUMBERGER (1890) 12 p. 100 pour *Adelosina*.

Dernièrement (1936 a) FÖYN établit des statistiques analogues sur *Discorbina vilardeboana* d'Orb., mais ses chiffres pour le moins surprenants, bouleversent toutes les fréquences admises jusqu'ici. Sur 695 animaux (page 20) 183 ont une petite loge initiale (12 μ environ) et sont microsphériques, et 512 en ont une plus grande (18 à 20 μ); ce sont les mégalsphériques. Cette proportion de 26,3 p. 100 des premières (dans l'exemple cité), est dépassée dans la population de 222 individus récoltés par FÖYN en janvier 1935 (groupée en tableau page 12). Ces chiffres paraissent inusités mais j'ai fait des observations analogues pendant l'hiver 1936-37 sur *Polystomella crispa* recueillie en abondance près de la côte sur le « trottoir à Lithothamnion ». Sans pouvoir fournir de statistique précise, j'ai pu constater une très grande fréquence des microsphériques (au moins 75 p. 100) pendant les mois froids.

4. — SENS D'ENROULEMENT DES TESTS. — Mentionnons ici quelques observations relatives au sens d'enroulement spiral des premières loges dans les deux formes A et B.

Chez les mégalsphériques ce sens est indifférent. Sur 525 animaux observés sur la face dorsale (face de fixation découvrant toutes les loges) 260 s'enroulaient à gauche (sens de rotation des aiguilles d'une montre) et 265 à droite. Tous portaient cependant ce foramen particulier « 2-3 » sur la face de fixation, ce qui revient à dire que sur les 525 embryons dont les individus observés proviennent, 260 étaient senestres et 265 dextres. Sans trop anticiper sur le chapitre suivant, je peux dire ici que cette indifférence dextrogyre ou senestrogyre d'une population existe aussi dans les embryons issus d'une même couvée sans qu'on puisse la mettre en relation avec la position des embryons dans les parents.

Chez les microsphériques le sens d'enroulement des premières loges spirales semble aussi indéterminé. Sur 27 individus B observés dans les mêmes conditions, 11 étaient dextres et 16 senestres. Il paraît logique de supposer que la copula sphérique, donc sans orientation préalable, se couche d'un côté ou de l'autre et que seul le hasard préside au sens d'enroulement.

Ces faits ne semblent pas généralisables à tous les Foraminifères asy-

métriques d'enroulement spiral. FÖYN (1936 a) signale chez *Discorbina vilardeboana* une très forte majorité de formes dextres (428 contre 84) parmi les mégalosphériques.

D. — Évolution de la forme microsphérique ou forme B

Bien qu'on puisse en toute saison recueillir des formes microsphériques adultes, c'est au printemps, de mars à mai qu'elles sont le moins rares. HOFKER note des périodes analogues pour *Eponides repandus* (1930 a, p. 87) et *Rotalia beccari* var. *flevensis* (1930 b, p. 765).

Je dois avouer tout d'abord n'avoir jamais trouvé avec certitude absolue de très jeunes Planorbulines microsphériques pourvues seulement de quelques loges. Au milieu de la microfaune et microflore qui recouvre les feuilles de *Posidonia*, la recherche d'organismes si petits est décevante. De plus, l'espèce considérée n'est pas seule à vivre sur ce support ; les tests microsphériques très jeunes d'autres Foraminifères (*Discorbina* surtout) sont identiques à ceux des Planorbulines de ce stade, et amènent des confusions pouvant se traduire par des erreurs. Ce matériel initial fait aussi défaut à WINTER (1907, p. 93). La copulation des gamètes, tentée dans de mauvaises conditions n'a pas donné les résultats obtenus par SCHAUDINN (1903, p. 552) qui a pu suivre le développement de la copula de *Polystomella* jusqu'au stade 5 loges ; de sorte que les tout premiers stades de la forme B manquent.

I. — STRUCTURE DU PROTOPLASME DES FORMES B PENDANT LA CROISSANCE

Sur le vivant le protoplasme apparaît comme une substance homogène, fluide, brassée dans sa totalité par de lents courants de cyclose. Aucune structure alvéolaire n'est visible, le protoplasme est seulement parsemé d'inclusions réfringentes et de débris.

Sur les coupes, dans la totalité plasmatique se distinguent d'emblée deux régions : une aire centrale contenant les noyaux, et une aire périphérique privée de noyaux mais bourrée de débris. La zone centrale ou « segment chromatinien » est constituée d'un plasma dense, creusé de vacuoles fines et nombreuses. Dans cette structure réticulée on voit aux points nodaux des alvéoles et sur les ponts, des granules immesurables, un peu allongés, très réfringents, sans coloration propre, assez difficilement teints en gris par l'hématoxyline ferrique, facilement en brun-violet

par le Feulgen, et ne prenant aucune teinte après le Mann. Je les appellerai les « microsomes ».

Ces microsomes sont plus abondants au voisinage des foramens; on les rencontre aussi bien chez les formes mégalosphériques avec la même taille et la même localisation. J'ai décelé des formations identiques chez *Truncatulina lobatula* W. et J., *Polystomella crispa* L., *Peneropolis pertusus* Forsk.; et je pense que pour cette dernière espèce ces granulations furent vues par WINTER, mais baptisées par lui *chromidium*.

La zone périphérique ou « segment végétatif » est très différente de la première. Le plasma clair, plus riche en ectoplasma est dépourvu de microsomes, encombré d'enclaves de toutes sortes dont la plupart sont d'origine nutritive ou excrétrice. On y reconnaît des diatomées, des grains de sable, des débris végétaux, des kystes, des amibes en cours de digestion, etc...

Enfin, dans tout le protoplasme des formes A et B, on remarque, de petits corps qui se colorent en noir avec l'hématoxyline ferrique, en pourpre avec le Mann. La taille de ces granulations chromophiles s'établit entre $0\ \mu\ 2$ et $3\ \mu$ et leur fréquence varie considérablement suivant les individus. LISTER (1895, p. 416) signale ces mêmes éléments chez *Polystomella*; on les retrouve très abondants dans le plasma des *Nodosaria* et de *Cibicides vermiculatus*. Leur rôle ne paraît pas clairement défini, ils disparaissent à la reproduction sans qu'on sache si c'est par élimination ou par dissolution.

L'importance relative des deux segments plasmatiques varie avec l'âge. Chez le jeune, le segment végétatif est prépondérant; l'animal mange beaucoup, grossit rapidement et seules les loges centrales sont remplies d'endoplasme homogène. Lorsque le Foraminifère atteint sa taille adulte, le segment chromatinien s'accroît et refoule le segment végétatif dans les loges de plus en plus excentriques. Finalement le segment chromatinien emplit tout le Foraminifère, et à ce stade débute la schizogonie.

2. — DIFFÉRENTS ASPECTS NUCLÉAIRES AU COURS DE LA CROISSANCE

a) PETITES FORMES. — Chez les plus petites formes B observées les noyaux sont déjà nombreux et répartis dans les 10 premières loges. Le proloculum en contient jusqu'à 7; ce nombre décroît dans les loges suivantes. Les noyaux des quatre premières loges sont petits (fig. XIV),

sensiblement de même taille (3 à 4 μ), bien individualisés, sphériques et de contours nets à l'état de repos. Il ne semble pas que de tels noyaux puissent naître aux dépens de chromatine éparse dans le plasma, comme Winter (1907, p. 94) le laisse supposer pour *Peneroplis*; en dehors des noyaux aucun amas coloré ne permet de supposer une telle genèse. Ces petits noyaux très chromophiles sont des protocaryons typiques et ressemblent à ceux de nombreuses amibes; le centre est occupé par un, rarement deux nucléoles sphériques, compacts, entourés d'un caryoplasme très éosinophile; des tractus rayonnants relient le corps central à la membrane, mais semblent être des figures de coagulation dues au fixateur.

Le processus de multiplication de ces petits noyaux centraux s'observe dans les loges suivantes (fig. 36, pl. IV) et tient soit d'une mitose primitive, soit d'un bourgeonnement selon la taille et le nombre des éléments formés ou la signification accordée au corps central. Si l'on en fait un caryosome, quelques images comme la division de la loge IX rappellent étrangement certains stades de la promitose d'*Amæba vahlkampfi* (VAHLKAMPF 1905) ou d'*Amæba mucicola* (CHATTON 1910 a) jusque dans la plaque équatoriale. Mais les divisions comme celles amorcées dans la loge XI (plus avancées que la loge X) sont plutôt des bourgeonnements d'un nucléole central. Le processus est le suivant : la substance nucléolaire, fait hernie en un ou deux points de la surface. Le bourgeon s'accroît, une cavité apparaît sous la protubérance qui se sépare et s'éloigne de la masse principale. Ce nucléole-fils continue de grossir jusqu'à atteindre la taille de son parent. Le noyau s'allonge, chaque endosome en occupe l'extrémité, le contour nucléaire devient plus irrégulier, amiboïde; finalement un étranglement médian sépare les deux noyaux-fils qui reprennent chacun une forme sphérique. Le phénomène se répète un certain nombre de fois. Souvent les nucléoles recommencent à bourgeonner avant la séparation complète des noyaux-fils; on peut alors observer un ou plusieurs petits nucléoles secondaires isolés ou encore réunis aux deux masses principales.

Dans les loges suivantes les noyaux diminuent de nombre, mais augmentent de taille. Les nucléoles se sont accrus et leur masse se creuse

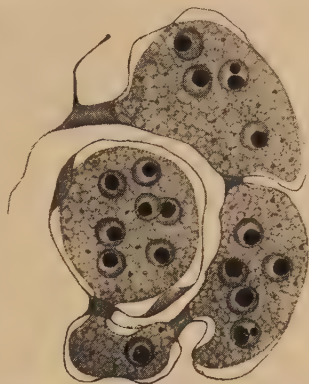


FIG. XIV. *Planorbulina mediterraneensis*. Schizonte microsphérique très jeune; coupe des quatre premières loges. — Zenker, H. F. éosine ($\times 1400$).

de vacuoles. Le même processus de division continue, les figures sont plus grandes et plus nettes et les noyaux-fils reçoivent chacun des stocks basophiles importants.

b). — FORMES MICROSPHÉRIQUES DE TAILLE MOYENNE. — Les noyaux deviennent très nombreux, par exemple, dans une *Planorbulina* microsphérique de 1 mm. de diamètre, comptant 53 loges, les 35 noyaux se répartissent entre la première et la dix-huitième loge. Leur taille toujours petite au centre de l'animal, augmente graduellement lorsqu'on avance dans la série des loges. LISTER (1895, p. 419) fait les mêmes observations chez *Polystomella crispa* Lin.

Les noyaux occupant les premières loges sont identiques à ceux qui viennent d'être décrits chez les petites formes microsphériques. Dans les chambres suivantes ils s'accroissent, se modifient et leur comparaison permet de suivre les étapes du phénomène. L'amas nucléolaire central cesse de bourgeonner, se creuse de vacuoles irrégulières et contiguës lui donnant un aspect caverneux. Ce nucléole se fragmente ordinairement en deux masses irrégulièrement alvéolaires qui se disposent pariétalement, le plus souvent face à face. De tels amas ressemblent beaucoup aux deux pôles d'une sorte de mitose primitive (fig. 37, pl. IV); on y voit des fibres parallèles, rejoignant les deux calottes plastiniennes, facilement homologables à des filaments fusoriaux tendus au sein d'un coagulum éosinophile. Mais précisons bien qu'il ne s'agit que d'apparence morphologique de mitoses. Les masses polaires n'ont jamais les réactions de la chromatine; ce sont toujours des amas compacts à réaction nucléolaire, et la fibrillation équatoriale peut très bien correspondre à un artefact de coagulation dirigée.

Tout se passe au cours de la croissance de ces formes B microsphériques comme si le noyau de la copula, placé dans le proloculum produisait activement par bourgeonnement, des noyaux-fils identiques à lui-même par la taille et le rôle. Ces noyaux secondaires se multipliant à leur tour dans les premières loges selon le même processus, sont entraînés par les courants. Durant leur migration, ils modifient leur structure et s'accroissent à mesure qu'ils s'éloignent de la chambre initiale. Le bourgeonnement s'arrête vers la 12^e loge et les noyaux subissent un nouvel accroissement, accompagné de modifications profondes du nucléole, qui les conduit aux formes hypertrophiques et semble-t-il mitotiques. De la loge initiale aux noyaux périphériques on assiste à une évolution centrifuge semblable à celle de *Polystomella* (LISTER 1895).

C'est sous cet aspect que l'on récolte la majorité des Planorbulines microsphériques.

c) FORMES MICROSPHÉRIQUES DE GRANDE TAILLE. — La fin de l'évolution nucléaire est rapide. Les divisions s'arrêtent dans la loge initiale, les noyaux qui y séjournent émigrent dans la série des chambres et subissent les diverses phases évolutives observées précédemment. Dans quelques spécimens les noyaux les plus périphériques sont disposés par paires dans les loges (fig. 38, pl. IV). Leur position relative et leur structure ne sont certainement pas dues au hasard; il semble probable que ces figures soient les phases *télomitiques* des gros noyaux qui paraissent en *anaphase* dans les loges plus internes. Un pôle de ces noyaux peu turgescents est occupé par un large encroûtement de substance nucléolaire vacuolisée et caverneuse; à l'opposé se place souvent un nucléole arrondi plus petit et plus compact (fig. 39, pl. IV). Le reste du noyau est rempli d'un caryoplasme vitreux ou granuleux, et la membrane lâche et fripée laisse supposer une tension superficielle très faible, voisine de celle du protoplasme.

Il faut remarquer que dans toute cette évolution, un noyau quelconque provient toujours d'un autre noyau préexistant et qu'il semble aussi que les divisions nucléaires soient actives et non passives. WINTER (1907, p. 95 à 98) nie toute action propre des noyaux de *Peneroplis* dans leurs divisions, qui ne sont pour lui que de simples déchirements sous l'action des courants. Cette idée est généralisée par RHUMBLER (1911, p. 285) mais, en ce qui concerne *Planorbulina*, bien que les noyaux soient déformables (et s'étirent fortement au passage des forams) ils n'ont jamais l'aspect en écheveau des noyaux de *Polystomella* ou de *Peneroplis* microsphériques.

3. — PHÉNOMÈNES EXTERNES ET INTERNES CONDUISANT A LA SCHIZOGONIE

a) PHÉNOMÈNES EXTERNES. — Le premier indice de la schizogonie réside dans l'arrêt de la sécrétion de nouvelles loges; puis la nutrition se ralentit et cesse. Les gros pseudopodes se résorbent et leur revêtement sableux disparaît. La croûte protectrice qui masque le test se renforce de tous les produits d'excrétion éliminés par le Foraminifère tandis qu'en dessous, la coquille perd sa limpidité et se macule de plages opaques très friables. Le protoplasme abandonne les petites loges centrales et bientôt, à l'intérieur des chambres on devine des amas sphériques assez distincts.

Puis le contour de ces éléments se précise et leur nombre augmente. L'évolution est très lente et demande de deux à trois semaines; au bout de ce temps le test maternel est presque entièrement détruit, seuls subsistent intacts les premiers tours de spires abandonnés par le protoplasme dès le début du phénomène. La paroi des autres loges est en partie disparue, il n'en reste plus que des plaques irrégulières, blanchâtres et fragiles. L'intérieur des chambres est bourré d'embryons à 5 loges, chaque parent en contient de 60 à 100 suivant la taille. HERON-ALLEN (1915, p. 239) a recueilli en Méditerranée une Planorbuline remplie d'embryons adultes; sur la figure qu'il en donne (cf. fig. 15) on ne peut dire si le parent est microsphérique.

b) PHÉNOMÈNES INTERNES. — *Phases préparatoires* : la schizogonie est l'aboutissement logique de la multiplication nucléaire.

Les noyaux de l'adulte échelonnés du centre aux loges moyennes, continuent leur exode vers les chambres périphériques et poursuivent l'évolution qui les mène au stade de gros noyaux pourvus d'un paquet de substance nucléaire pariétale.

Les noyaux subissent ensuite une modification rapide; j'ai pu en saisir les modalités seulement chez deux individus; elle se caractérise par un remaniement nucléolaire accompagné d'une diminution de la taille.

Les noyaux s'arrondissent et perdent une bonne partie de leur calotte nucléolaire caverneuse. Celle-ci commence par s'effriter vers l'intérieur et les fragments se dispersent principalement contre la membrane. Ces amas nucléolaires dégénèrent rapidement : leur colorabilité s'estompe sans qu'on puisse préciser si cette disparition se fait au bénéfice du noyau ou du protoplasme. Un reliquat polaire de plastine subsiste et se transforme : dans la masse apparaissent des éléments sphéruleux contigus, plus fortement colorés, qui restent groupés en un amas le plus souvent moruliforme (fig. 40, pl. IV). Pendant cette épuration nucléolaire la taille des noyaux diminue notablement, ce sont finalement des sphéroïdes de 12 à 14 μ , réfringents, entourés d'une membrane nette et tendue, ce qui semble indiquer une augmentation de la tension superficielle.

Quelques très petits nucléoles adhèrent intimement à la surface et font même saillie à l'extérieur. Excentriquement se trouve le paquet de nucléoles secondaires, en forme de mûre, apparu précédemment; les éléments en sont précisés, nombreux et bien nets (fig. 41, pl. IV).

A ce stade apparaissent dans les loges externes des modifications

profondes qui intéressent le protoplasme. Celui-ci, primitivement vacuolaire mais de structure homogène, devient granuleux. Les microsomes s'assemblent en petits groupes irréguliers de 3 à 10 et s'enrobert d'une petite bulle cytoplasmique.

Les inclusions chromophiles ne participent pas à cet agrégat, on les retrouve isolées entre les petits îlots plasmatiques. Le cytoplasme perd tout caractère vivant, il se précipite entièrement en granules arrondis qui serviront de nourriture aux embryons.

Les phases suivantes montrent des noyaux encore plus minimes (10 à 12 μ), sphériques avec de petits nucléoles groupés en courtes chainettes (endosomes d'HOFKER), dispersés dans un cytoplasma entièrement précipité dont les granulations chromophiles sont moins nombreuses, plus pâles et de contour diffus. Les loges spirales du centre sont vidées de leur contenu, c'est le dernier stade connu avant les premiers indices d'apparition des embryons. Les observations de WINTER, SCHAUDINN et RHUMBLER sur la fin de l'évolution schizogonique chez *Peneroplis* et *Polystomella* microsphériques sont en complètes contradictions avec les nôtres. Ces derniers auteurs s'accordent pour ne voir dans les formes observées aucun noyau différencié mais une multitude de fragments chromatiques irréguliers. Le matériel de WINTER m'a fait défaut mais je puis affirmer que chez *Polystomella* (voir p. 284) il existe pendant toute la reproduction asexuée une permanence nucléaire infirmant totalement les observations de SCHAUDINN.

Apparition des embryons : Les embryons naissent ausein du protoplasme maternel. Ils y construisent successivement cinq loges avant de quitter le test et mener une vie autonome.

La figure la plus jeune se rapportant au phénomène est la coupe d'une forme B, dans le protoplasme de laquelle les embryons, tous au même stade, ont terminé leur première loge ; ce sont déjà des organismes hautement différenciés (fig. 42, pl. IV).

Le revêtement chitinoïde du parent a presque totalement disparu ; il n'en reste que les épaississements annulaires qui doublent les forams. Le contour général des chambres maternelles, conservé sur coupe par la masse plasmatique, indique encore la présence des murs calcaires sur le vivant.

Les uniques loges embryonnaires construites sont sphériques, de 42 μ environ de diamètre. Une membrane nette les entoure, ménageant à un pôle une bouche circulaire. A l'aplomb de cet orifice s'enfonce une petite

dépression en cuvette du fond de laquelle sort un mince cordon plasmatique aussitôt épanoui pour constituer un bouchon arrondi coiffant la loge embryonnaire. Le cytoplasme de la première loge construite est dense, plus coloré que le plasma maternel, troué de vacuoles petites et serrées; les microsomes, à l'exclusion de toute autre inclusion, sont nombreux, mais surtout groupés au voisinage de la bouche.

Généralement le noyau se tient près de la paroi opposée au goulot buccal. Il apparaît comme une vésicule de 8 à 9 μ peu chromophile. Les nucléoles, très petits, se teignent fortement par l'hématoxyline, quelques-uns sont souvent groupés en chapelet de quatre ou cinq grains.

Le cytoplasme du bouchon est très différent de celui de la loge. C'est un plasma dense, sans vacuole, finement granuleux, véritable ectoplasme analogue en tous points au « protoplasme d'embouchure » (Mündungsplasma de RHUMBLER) que l'on trouve massé derrière l'orifice des *Monothalames*, ou coiffant le stomostyle des *Iridia* (LE CALVEZ 1935-1936). Son rôle est évidemment le même : plasma « mécanique » de même nature que les pseudopodes, destiné aussi bien à la recherche des aliments qu'à la construction du test. Les deux fonctions sont ici représentées. On voit en effet dans le bouchon ectoplasmique des granules de protoplasme maternel posées sur des stries en éventail convergeant vers la bouche; et d'autre part, la masse entière, arrondie d'un côté, glisse de l'autre sur le bord de la loge embryonnaire, amorçant déjà le contour de la seconde loge et l'emplacement de la troisième. Ainsi dès ce stade très précoce, l'enroulement spiral de l'animal se trouve réalisé.

Le cytoplasme maternel enrobe les îlots; il présente toujours cet aspect « précipité » caractéristique de la schizogonie.

La figure suivante (fig. 43, pl. IV) nous met en présence d'un stade plus avancé. Tous les embryons ont terminé leur première loge, modelé le volume de la seconde, et préparent la troisième. Chaque loge initiale est sphérique, de 45 μ environ de diamètre, entourée d'une membrane chitineuse s'ouvrant par un étranglement circulaire. Cette ouverture est déjà un foramen pourvu de son épaississement chitinoïde caractéristique. Le cytoplasme de la loge n'a pas changé depuis le stade précédent : dense, coloré, parsemé de vacuoles et de microsomes, ces derniers surtout localisés dans la région du col.

Le noyau, excentrique, vésiculeux, semble s'être un peu accru (10 à 11 μ). Dans un suc nucléaire plus dense ses endosomes restent encore agrégés; d'autres sont isolés.

La seconde loge coiffe la première. Sa structure très caractéristique illustre parfaitement le mode de croissance des embryons. Le contour, bien limité d'un côté par une ligne nette réelle, la séparant du protoplasme maternel, présente de l'autre une région à bordure déchiquetée qui sera la zone de prolifération de la troisième loge. Le plasma de cette seconde chambre est encore de l'ectoplasme clair et homogène, mais, à l'intérieur, l'endoplasme de la loge I a poussé une sorte de gros bourgeon arrondi qui fait hernie au milieu de l'ectoplasme. De faibles variations se trouvent dans les divers embryons : l'endoplasme embryonnaire fait peu ou très saillie dans la deuxième loge jusqu'à l'occuper parfois presque entièrement. A la partie distale du bourgeon, les deux cytoplasmes sont en communication par une tubulure identique à celle du stade précédent : la bouche se déplace devant le cytoplasme embryonnaire; elle s'oriente déjà obliquement du côté de la future troisième loge.

Du côté de l'aisselle des deux loges où la délimitation de la seconde est la moins nette, on remarque la présence d'un panache de fines stries très serrées, radiées, prenant la même coloration que l'ectoplasme, et dont les arborisations terminales arrivent au contact des grains de protoplasme maternel. Ce sont de véritables pseudopodes qui préparent la construction de la troisième loge.

Le processus amorcé continue régulièrement, au stade de 3 loges les embryons coupés suivant le plan d'enroulement montrent un contour grossièrement triangulaire avec une loge à chaque sommet. La première loge s'est ovalisée et tend vers la forme adulte, le noyau y est toujours inclus et sa taille a sensiblement augmenté ($12\ \mu$). La membrane protoplasmique chitinoïde entoure complètement les loges I et II, remplies de cytoplasme embryonnaire différencié. La loge III représentée en volume et en position par un amas transitoire hémisphérique d'ectoplasme typique, se raccorde à la précédente au moyen du même appareil déjà décrit. Cet orifice, de position très latérale, perpendiculaire au foramen I-II sera le foramen II-III; il n'est pas exactement dans le plan d'enroulement, mais un peu dorsal si l'on imagine la spire des 3 loges disposée à plat dans le sens naturel qu'elle occupe chez l'adulte. La dorsoventralité du futur Foraminifère est donc déterminée dès ce stade; elle n'affecte pas la même face pour tous les embryons. A l'opposé du foramen II-III, sur le bord interne au contact de la première loge s'esquisse une petite zone de prolifération d'où partira la quatrième loge.

Au stade de 4 loges on peut constater sur le vivant un début de calcification de la première chambre des embryons. Sur coupes, la masse protoplasmique maternelle est fragmentée irrégulièrement entre les îlots embryonnaires qu'entourent des filaments ténus de nature sans doute pseudopodiale (fig. xv). Les embryons continuent à présenter l'évolution typique : la loge IV en formation est remplie d'ectoplasme radié ache-

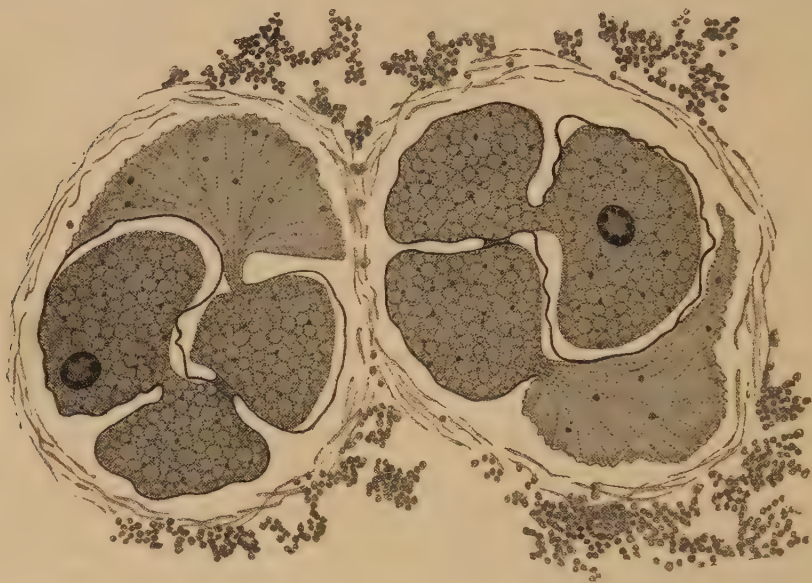


FIG. xv. *Planorbulina mediterraneensis*. Schizogonie; coupe de deux embryons construisant leur quatrième loge.
— Zenker, H. F. éosine ($\times 850$).

minant vers l'intérieur les granulations alimentaires du plasma maternel. Le noyau, toujours petit ($12\ \mu$) s'est rapproché du foramen, ses endosomes plus nombreux et plus gros sont disposés pariétalement.

La construction de la loge V suivant le même processus marque la dernière étape de la vie embryonnaire. Il convient de noter (fig. 44, pl. IV) qu'à cette période, la distinction entre endoplasma végétatif et ectoplasme devient beaucoup moins tranchée, ce dernier est plus colorable, un peu vacuolaire et bourré d'inclusions diverses retrouvées aussi en petit nombre dans l'endoplasme. Il faut peut-être en voir la cause dans la lenteur de construction de cette dernière loge : le plasma maternel est presque totalement utilisé, les pseudopodes sont obligés d'aller chercher fort loin (même hors de la coquille maternelle) le matériel nécessaire, et la croissance n'a plus la brutalité du foisonnement initial.

La calcification gagne rapidement et s'étend à la loge IV dès le début de la mise en place de la V. D'ailleurs ce phénomène n'est pas une minéralisation secondaire mais un simple enrichissement progressif en sels de chaux de la face externe du revêtement chitinoïde embryonnaire.

c) *Etat final: l'Embryon pentaloculin*: A la fin de la schizogonie, il ne subsiste plus rien du protoplasme et plus grand'chose de la coquille du parent microsphérique. Il est permis de supposer que les jeunes sont les agents actifs de cette destruction; ils dissoudraient le calcaire maternel pour l'utiliser à la construction de leur propre test. Au stade ultime les embryons sont tassés pêle-mêle dans ce qui reste des loges du parent.

Chaque embryon est plan convexe (fig. xvi) à face supérieure (ventrale) très bombée. Les cinq loges enroulées en spirale plane sont remplies d'un protoplasme granuleux jaunâtre; la première se distingue des autres par la pigmentation brune très avancée de la pellicule chitinoïde. Le noyau apparaît dans la première loge comme une bulle hyaline, réfringente, déplacée par la cyclose. La bouche, terminale, est obstruée par une masse ectoplasmique d'où partent de nombreux pseudopodes rectilignes. La taille des embryons varie suivant les parents (de 170 à 110 μ pour la plus grande dimension, de 54 à 31 μ^1 pour le diamètre interne de la première loge). Les parois dorsales et ventrales sont déjà pourvues des perforations de l'adulte.

Sur coupes colorées, le noyau sphérique, de petite taille (12 μ) possède des endosomes nombreux et irrégulièrement disposés; certains sont assez gros, globuleux, d'autres petits et déchiquetés. Le cytoplasme est identique dans les cinq loges: dense, chargé de microsomes et de quelques inclusions sphériques analogues à celles des adultes A ou B. Sa structure alvéolaire, invisible sur le vivant, doit être regardée comme un pur artefact produit à la fixation. L'ectoplasme a considérablement diminué; il n'en subsiste qu'un petit tampon devant la bouche. HOFKER (1930 a, p. 93, fig. 30 bis) assiste chez *Eponides repandus* (F. et M.) à la sortie d'embryons analogues mais biloculins, dont la seconde loge contient du cytoplasme hyalin générateur de pseudopodes.

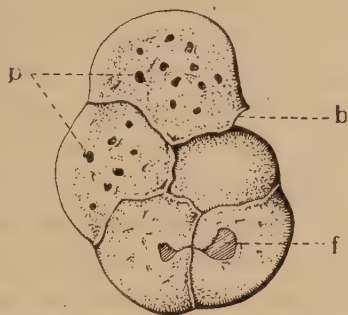


FIG. XVI. *Planorbulina mediterraneensis*. Vue dorsale d'un embryon; b, bouche; p, perforations; f, fenêtre dorsale. — Sur le vivant ($\times 240$).

1. La première loge est ovoïde, les chiffres donnés représentent la demi-somme des deux diamètres.

Durant toute cette genèse des embryons les résultats fournis par les diverses méthodes de coloration sont concordants : le cytoplasme est dépourvu de toute espèce d'inclusions pouvant être logiquement interprétées comme du chromidium. Les noyaux sont toujours nettement définis, et la réaction de Feulgen ne les colore jamais (fig. 94, pl. VII), pas plus du reste que les noyaux multiples de la forme B d'où ils dérivent, ni ceux des formes adultes A, agamontes ou gamontes. Ces résultats négatifs sont contradictoires à ceux d'HOFKER (1930 *a*, p. 88, fig. 24) qui colore à la fuchsine sulfureuse acide les noyaux des formes A1 et A2 d'*Eponides repandus* (F. et M.). Si l'on tient la réaction de Feulgen comme spécifique de la chromatine, on peut dire que pendant toute l'évolution schizogonique des formes B de *Planorbulina mediterraneensis* d'Orb., la chromatine est masquée, mais non qu'elle est absente du noyau puisque rien dans le protoplasme n'a l'apparence ni la réaction de chromatine extranucléaire.

d) *Sortie des embryons* : Environ 8 jours après la formation de la loge V, les embryons commencent à se déplacer sous le revêtement sableux qui se soulève et se disloque. En quelques heures tous les jeunes s'échappent et rayonnent autour de l'emplacement maternel. Ils cheminent sur le substratum, dressés sur la bouche, tirés par les pseudopodes, à la manière de certains Gastropodes. Après quelques millimètres de parcours, ils se couchent sur la face dorsale plane et leur vie autonome débute par l'accumulation devant la bouche, d'un amas détritique sous lequel ils commencent la loge VI.

E. — Évolution des formes mégalosphériques

1. — DIMORPHISME NUCLÉAIRE : FORMES A1 ET A2

Les formes mégalosphériques sont de beaucoup les plus fréquentes ; on les trouve abondamment en toute saison au stade végétatif. Toutes semblables sur le vivant, il apparaît au contraire en coupes ou en coloration in toto deux sortes de formes fondamentalement différentes. Alors qu'une forte majorité (65 p. 100 environ en toute saison) est mononucléaire, un petit nombre (5 p. 100) possède plusieurs noyaux analogues à ceux des formes B.

La constatation de ce phénomène n'est pas récente. Dès 1895 LISTER (pp. 425-428) signale que dans 21 cas sur 1.760, il observa des *Polystomella mégalosphériques* plurinucléées, mais considéra ces formes comme

anormales. WINTER en 1907 (p. 19) fait la même remarque chez *Peneroplis pertusus* Forsk. et son attention n'est nullement attirée par l'exception. Il faut arriver à RHUMBLER (1911) pour envisager ces formes comme pouvant faire partie du cycle des Foraminifères; il les homologue aux états polynucléés de *Calcituba polymorpha* Roboz. A ces parents plurinucléés de grande loge initiale, engendrant d'autres individus à grand proloculum, RHUMBLER donne le nom de « Plasmodiosphériques » réservant celui de « Mégalosphériques » aux formes mononucléées de grande loge initiale génératrices de gamètes. Récemment, HOFKER (1930 a et b) retrouve dans *Miliolina circularis* (Bornemann), *Eponides repandus* F. et M.; *Rotalia beccarii* var. *flevensis* nov. var. les deux sortes d'individus, différents aussi par la taille des proloculum. HOFKER affirme que la génération « plasmodiosphérique » qu'il nomme A1 naît obligatoirement de la génération « microsphérique » B, et donne obligatoirement aussi les embryons « mégalosphériques » A2, générateurs de gamètes qui bouclent le cycle par copulation. A cette trilogie de formes, HOFKER donne le nom de « Trimorphisme ». L'étude de *Planorbulina mediterraneensis* ne me permet pas d'être si catégorique. En appelant avec HOFKER : B, A1, A2, respectivement les formes microsphériques, mégalosphériques plurinucléées, mégalosphériques mononucléées, je n'ai jamais pu vérifier que dans tous les cas les formes A1 étaient nées des formes B, les A2 des A1, et qu'il n'y avait qu'une forme A1, c'est-à-dire une seule forme mégalosphérique polynucléée par cycle (le Trimorphisme sera discuté en bloc dans un chapitre spécial. p. 305).

Les formes B récoltées en période végétative et mises en culture ne m'ont jamais donné que des A2, mononucléées. Faut-il voir là une influence défavorable des conditions biologiques de l'élevage ou seulement une malchance dans le choix des sujets ?

2. — FORMES MÉGALOSPHERIQUES A ÉVOLUTION SCHIZOGONIQUE (A1)

a) ORIGINE DES FORMES A1. — Il sera plus longuement question du dimorphisme des formes mégalosphériques au chapitre consacré à la discussion du trimorphisme. Quoi qu'il en soit, on peut logiquement admettre que sur la soixantaine de collections d'embryons, à terme ou presque, obtenus à partir de parents microsphériques différents, il y en avait certainement quelques-uns qui devaient devenir des A1. Or, tous ces embryons sans exception étaient identiques sur mes préparations,

dans leur cytoplasme comme dans leur noyau. La seule conclusion acceptable est : que les embryons destinés à devenir des A1 sont analogues à l'éclosion et dans les premiers stades à ceux destinés à devenir des A2.

b) CROISSANCE DES FORMES A1. — Le plus jeune spécimen mégalosphérique plurinucléé que je possède est une petite Planorbuline de 18 chambres (fig. XVII) dont le diamètre moyen de la première loge

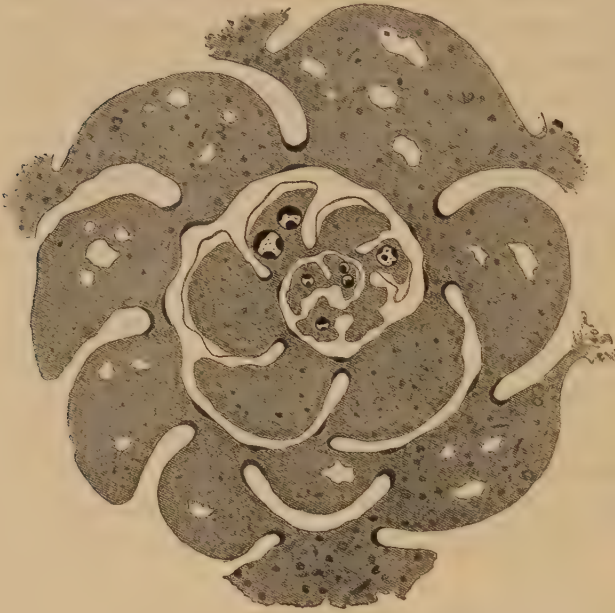


FIG. XVII. *Planorbulina mediterraneis*. Schizonte mégalosphérique (A1) ; coupe totale d'un jeune individu. — Bouin, H. F., éosine ($\times 200$).

mesure $31\ \mu$. Ce spécimen est si semblable de protoplasme et d'inclusions à une jeune forme B qu'il est inutile d'en répéter la description. Les noyaux, de taille croissante, sont peu nombreux ; on en compte 7 répartis comme il suit : 2 dans la loge I, 1 dans la loge II, 1 dans la loge III, 1 dans la loge V, et 2 dans la loge VII (fig. XVII). Les 2 noyaux de la pre-

mière loge et celui de la seconde sont petits ($4\ \mu$), très simplement constitués par un gros nucléole entouré d'une mince couche de suc nucléaire pâle. Le noyau de la loge III, plus gros ($8\ \mu$), un peu ovalisé, montre un début de bourgeonnement du nucléole. Celui de la loge V mesure $13\ \mu$; on y trouve plusieurs endosomes sphériques et quelques amas nucléolaires pariétaux. Enfin, dans les derniers noyaux, les plus grands de la série ($16\ \mu$), la substance nucléolaire pariétale est très abondante, vacuolisée, et les endosomes sphériques sont plus nombreux.

On se trouve en présence d'une évolution nucléaire analogue à celle décrite plus haut pour les formes B. L'examen des adultes confirme cette hypothèse. Ainsi chez une A1 de grande taille (0 mm. 8) en plus d'un

stock de petits noyaux semblables situés dans les loges centrales, les aspects nucléaires des loges suivantes rappellent exactement ceux décrits à la fin de la période de croissance des microsphériques : hypertrophie, vacuolisation nucléolaire et figures de mitoses primitives.

c) SCHIZOGONIE DE LA FORME A1. — La suite du phénomène est une répétition du processus de schizogonie des formes B à tel point que sur les coupes dont la partie centrale, occupée par les premières loges, se trouve arrachée, on ne peut préciser s'il s'agit d'un parent B ou A1. Les embryons nés de cette forme n'ont aucun caractère externe ou interne qui puisse les distinguer des embryons nés de la forme microsphérique : identiques sont les noyaux, les cytoplasmes, les tests et la marge de variations de la taille de ces derniers (de 27 à 44 μ pour la première loge) (voir graphique II, p. 309).

d) COMPORTEMENT DES EMBRYONS NÉS DE PARENT A1. — Tous les embryons obtenus en culture à partir d'individus mégalosphériques venant de mer libre ont évolué en formes uninucléées génératrices de gamètes.

Faut-il voir là une sorte de vérification du Trimorphisme d'Hofker. Je ne le pense pas, d'autant plus que je n'ai aucune précision sur la nature des « grands-parents » de ces embryons ; étaient-ce des microsphériques ou bien encore des mégalosphériques ? Il n'est pas interdit non plus de supposer qu'au moins quelques-uns de ces embryons puissent en redonner d'autres dans certaines conditions mal déterminées. Le matériel mégalosphérique schizogonique observé en cultures est insuffisant pour qu'on rejette d'emblée une telle possibilité.

3. — FORMES MÉGALOSPHERIQUES A ÉVOLUTION GAMOGONIQUE (A2)

L'existence des formes A1 introduit une complication beaucoup plus théorique que réelle. Leur proportion minime dans le nombre total des individus ne permet de leur accorder qu'une apparition occasionnelle. Parmi toute une population de forme A2, il y en a donc bien peu qui soient de parent A1. Cette différence dans les origines est sans action sur l'état, le comportement et l'évolution des embryons pentaloculins A2, jeunes gamontes uninucléés.

a) POSITION DU NOYAU AU COURS DE LA CROISSANCE. — A l'éclosion des embryons, le noyau est placé dans la loge initiale. Il y reste pendant le début de la croissance et occupe encore cette position lorsque l'individu

possède une dizaine de loges. A partir de ce nombre le noyau émigre rapidement; voici quelques chiffres moyens indiquant son déplacement :

Noyau dans la 2 ^e loge.....	13	chambres de construites
— 3 ^e —	14	— —
— 4 ^e —	15	— —
— 5 ^e —	17	— —
— 6 ^e —	28	— —

A partir de la 6^e loge sa vitesse de migration ralentit considérablement, on ne le trouve dans la 7^e loge que chez les individus d'environ 45 chambres. Il ne dépasse jamais la 10^e loge, et chez des individus adultes de grande taille occupe indistinctement les loges VIII, IX ou X.

Si l'on examine, non pas la position de la loge dans la série, mais sa nature, il est remarquable de constater que le noyau s'arrête le plus souvent dans cette loge pourvue d'un foramen postérieur, amorçant l'arrangement pseudo-cyclique des chambres suivantes.

Elle représente l'initiale, la première loge des chambres de disposition cyclique. Cet emplacement nucléaire vérifierait l'idée de LISTER (1895, p. 422) selon laquelle le noyau occupe toujours le centre d'activité du cytoplasme.

b) MODIFICATIONS NUCLÉAIRES ET PROTOPLASMIQUES AU COURS DE LA CROISSANCE. — De très bonne heure, le noyau des jeunes A2 se modifie, il perd sa structure embryonnaire dès l'apparition de la loge VI (fig. XVIII). Les nucléoles augmentent de volume; quelques-uns s'approchent de la paroi et prennent une structure typique : leur face interne est arrondie, le côté externe pressé contre la paroi est aplati et creusé parfois d'une petite cavité. La membrane nucléaire se flétrit, perd sa netteté et sa turgescence embryonnaire comme si la pression osmotique nucléaire diminuait considérablement. Tout le reste du noyau est rempli d'un coagulum granuleux, éosinophile, où certaines figures de réseau sont probablement dues au fixateur.

Ce noyau est le seul occupant de la première loge. On ne peut trouver près de lui aucune formation massive ou diffuse qui puisse être comparée au « chomidium » décrit par HOFKER chez les jeunes A2 de *Miliolina circularis* (Bornem.) (1930 a, p. 83), vu aussi près du noyau par LISTER (1903, p. 70) à la sortie des embryons mégalosphériques de *Polystomella*. L'opinion de SCHAUDINN (1895 a, p. 61) se trouve en complète contradiction avec celle de LISTER au sujet du stock chromatique des embryons

de Polystomelles. D'après l'auteur allemand le noyau du jeune mégalo-sphérique ne se forme qu'au cours de la croissance par l'agglomération de fragments irréguliers de chromatine dispersés dans le plasma. Telle est aussi l'interprétation de WINTER (1907) sur *Peneroplis*. Il écrit page 84 : « Mir machte es den Eindruck, dass es zu einem typischen bläschenförmigen Kern nicht kommt, vielmehr behalten die einzelnen Chromatinbröckchen ihre unbestimmte Gestalt bei. Unter gleichzeitigem Wachstum

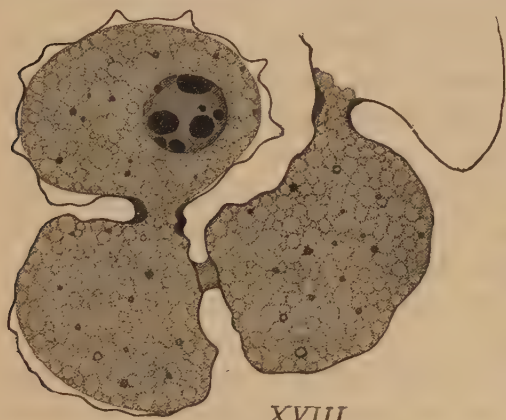


FIG. XVIII. *Planorbulina mediterranea*. Jeune gamonte (A2); coupe des premières loges ; le noyau est encore dans la chambre I. — Bouin, H. F. éosine ($\times 700$).

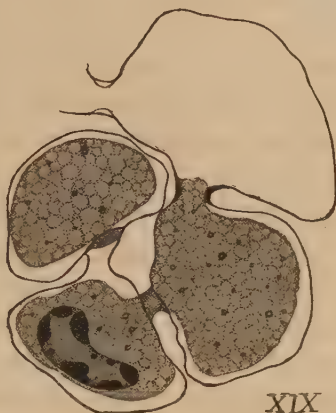


FIG. XIX. *Planorbulina mediterranea*. Gamonte un peu plus âgé; coupe des premières loges ; le noyau situé dans la chambre II prend son aspect caractéristique. — Bouin, H. F. éosine ($\times 700$).

durch Vacuolenaufnahme fliessen sie zu einer stark färbbaren grösseren kompakten Masse zusammen, die ausserordentlich verzerrt und vielzipflig ist. Diese kann jedoch, wenn das Plasma nicht sehr bewegt ist, ovale Form annehmen. Hiermit ist das erste Stadium des Macronucleus erreicht. Es ist die gleiche Entstehung wie die Prinzipalkernes=Macronucleus bei *Polystomella* (SCHAUDINN, 1895, p. 95, u. 1903, p. 553). Die Entstehung fällt zwischen das 3-6 Kammerstadium. »

Malheureusement, ni l'un ni l'autre de ces auteurs n'accompagnent leur texte de figure significative.

Le protoplasme des jeunes Planorbulines de 6 loges n'a rien de particulier; on y rencontre dans les 5 premières loges les microsomes et les petites inclusions déjà décrites. Dans la 6^e, des frustules de diatomées et des débris, indiquent une active nutrition; les épaisissements des forams sont fortement colorés en noir par l'hématoxyline ferrique.

Au stade de 11 loges, le noyau est toujours dans la première chambre.

Sa taille s'est notablement accrue ($20\ \mu$) et tous les gros nucléoles sont plaqués contre la paroi. A cette époque le macronucleus commence sa migration (fig. XIX), au stade de 14 ou 15 loges, il se trouve dans la chambre III.

Dès son passage dans cette loge on constate un phénomène déjà remarqué par LISTER (1895, p. 425-428) chez *Polystomella*. Le noyau est nimbé d'une sorte de halo à bord indistinct, comme si une substance liquide diffusait à travers la membrane nucléaire pour se répandre dans le cytoplasme. Cet exsudat n'est pas organisé; c'est une sorte de gelée amorphe, moins vacuolaire que le cytoplasme, de même affinité que ce dernier vis-à-vis des colorants, mais s'en distinguant par une chromatocité plus intense.

L'émission s'accroît encore au passage d'une loge à l'autre; le noyau entraîné par la cyclose s'engage à force dans l'étroit foramen de communication. Il s'étrangle progressivement et subit une sorte de « pressurage » dans les deux loges (fig. 45, pl. IV). Les nucléoles pariétaux subissent passivement les déformations nucléaires; leur forme se modèle suivant les pressions auxquelles ils sont soumis et varie dans le même sens que celle du noyau. Considérablement étirés au passage des foramens ils reprennent leur structure typique dès que le noyau retrouve sa forme globuleuse; LISTER (1895, fig. 15) fit des constatations analogues et RHUMBLER (1911, p. 274) d'après de tels nucléoles déformables créa son type nucléaire « émulsionnaire ».

Avec le développement de la Planorboline le noyau poursuit son chemin dans la série des loges. Il arrive dans la première chambre tristylique ou dans celle qui la précède à une époque où le Foraminifère semble avoir atteint sa taille maximum. Au cours de cette migration centrifuge, le volume nucléaire s'est accru régulièrement jusqu'à un diamètre de 35 à 45 μ . Concurremment, les nucléoles grossissent et s'étalent contre la membrane. Les aspects nucléaires de cette période sont assez variables dans le détail suivant les individus, mais identiques dans l'organisation générale du noyau : la substance nucléolaire est plaquée contre la paroi en amas volumineux, irréguliers, pourvus souvent d'une apophyse vers l'intérieur du noyau, et présentant toujours à leur face externe quelques cavités hémisphériques adossées à la membrane. Le noyau de *Discorbina vilardeboana* figuré par FÖYN (1936 a, p. 16) y ressemble assez et dans beaucoup de Rotalidés (*s. lat.*) des structures semblables se rencontrent.

Toute l'évolution s'accompagne d'abandon permanent de substance nucléaire imbibant le plasma environnant. Il est certain qu'à l'époque où la théorie chromidiale connaissait son plus grand succès des observations analogues faites par RHUMBLER (1911, p. 280-281), LISTER (1895, p. 428) sur d'autres Foraminifères ne pouvaient s'interpréter autrement que comme une sortie de « chromidium ». Mais si cette nappe diffuse se colore très faiblement par le carmin, elle reste parfaitement incolore après la réaction nucléale de Feulgen, ce qui confirme les observations de REICHENOW (1928, p. 163) sur le soi-disant chromidium de *Chlamydothryx* et d'*Arcella*. SCHAUDINN (1903) puis HOFKER (1930 a) confèrent encore au chromidium une autre valeur. Ils donnent ce nom chez les Foraminifères, à un organite initial réservoir de chromatine existant dès l'embryon, indépendamment du noyau et formé en même temps que lui. Dans certains cas une sortie de substance chromidiale du noyau, analogue à ce qui vient d'être décrit, enrichirait le stock initial, et contribuerait à constituer la chromatine des gamètes futurs.

On peut plus vraisemblablement interpréter cette émission comme une épuration nucléaire précoce, déclenchée bien avant que le nucleus ait atteint sa taille maximum. Le « chromidium » deviendrait un produit de désintégration analogue aux traînées sidérophiles qui suivent la destruction du noyau d'*Iridia* (p. 194) et que nous avons comparé au « cytoplasme germinatif » des Sporozoaires.

c) DÉGÉNÉRESCENCE ET DISPARITION DU NUCLEUS. — Jusqu'ici, pendant la croissance de la Planorbuline, deux processus opposés dirigeaient l'évolution nucléaire : d'une part des réactions constructives d'où résultait l'accroissement du noyau, d'autre part des réactions destructives représentées par l'abandon de substance. Les premières surpassaient les secondes, ce qui se traduisait finalement par une augmentation de la taille du nucleus et de la plastine des nucléoles. Après l'arrêt de croissance de l'animal non seulement le noyau ne s'accroît plus, mais au contraire il diminue de taille et se vide progressivement de son contenu comme si sa nutrition s'était, elle aussi, arrêtée.

Le cytoplasme est dans cette période peu différent de celui des formes microsphériques végétatives. Pourtant la distinction entre le secteur chromatinien est plus nette; la coloration plus sombre du second tient à la présence des traînées sidérophiles transportées loin du noyau par la cyclose et diffusées dans le cytoplasme des loges centrales.

Il faut aussi noter dans tout le sarcode un phénomène assez particulier

qui a les foramens pour sièges. Périodiquement, il apparaît aux tubulures de ces orifices (fig. xx *a*), un dépôt annulaire incolore sur le vivant, coloré en noir comme la chromatine et en rouge vineux par le Feulgen. Ce dépôt s'épaissit jusqu'à obstruer complètement le foramen (fig. xx *b*). Le phénomène est synchrone dans tout l'animal; puis, on constate une accumulation particulière de microsomes de chaque côté des amas et, finalement les foramens sont libérés par expulsion massive des bouchons qu'on retrouve dans les loges, charriés vers l'extérieur par les courants (fig. xx *c*).



FIG. XX. *Planorbulina mediterraneensis*. Evolution des « bouchons » obstruant périodiquement les foramens; *a*, dépôt annulaire; *b*, « bouchon » complètement formé, accumulation de microsomes de part et d'autre; *c*, expulsion du bouchon dans une loge. — Figures semi-schématiques, Bouin, Feulgen ($\times 500$).

Il faut peut-être voir là un mode de précipitation et d'expulsion de produits d'excrétion analogues aux xanthosomes arrondis trouvés par RHUMBLER dans le protoplasme de *Saccamina sphaerica* (1894).

L'épuration du protoplasme commence avec l'arrêt de croissance de l'animal. Le processus est analogue à celui décrit à propos de l'évolution des formes B ou A1. Les débris alimentaires et les déchets se localisent dans les loges de plus en plus externes tandis que le protoplasme central riche en produits de désintégration envahit progressivement tout le test. L'épuration se traduit sur le vivant par une expulsion de débris transportés par les pseudopodes. Ils s'accumulent en couronne détritique autour du test, et c'est comme chez *Iridia* un des premiers symptômes externes de la fin de la période végétative et du début de l'évolution gamogonique.

Les nucléoles sont frappés les premiers par la dégénérescence du noyau; leurs modifications générales dépendent de la vitesse ou de l'épuration nucléaire. Tout se passe comme si les nucléoles jouaient le rôle de récepteur intermédiaire entre la substance élaborée dans le noyau et celle qui en sort. Il semble que le contenu nucléaire soit physiquement incapable de filtrer directement à travers la membrane; il se fixerait d'abord sur la plastine des nucléoles et de là diffuserait dans le plasma par l'intermédiaire du contact « nucléoles-membrane ». Quoi qu'il en soit dans les

cas où l'on constate d'abondantes traînées au voisinage du noyau, le nucléole, vidé rapidement paraît spongieux. Sa masse est beaucoup moins colorable et accuse une structure finement alvéolaire. Lorsque l'épuration est plus lente, les nucléoles gardent leur coloration intense et leur aspect massif de la période végétative, mais s'affaissent progressivement contre la membrane.

Vers la fin de la régression nucléolaire, le noyau n'est plus qu'une vésicule très déformable, allongée par le courant, dans laquelle les vestiges des nucléoles se retrouvent sous l'aspect de quelques amas pariétaux, spumeux, faiblement colorés (fig. 46, pl. IV). A ce stade le protoplasme présente toujours une structure finement vacuolaire; seule sa teinte plus foncée indique sa richesse croissante en cytoplasme germinatif diffus.

Au stade ultime l'aspect physique et les réactions chromatiques du cytoplasme et du reliquat nucléaire vidé de ses nucléoles sont devenus identiques; la membrane s'efface, et ce qui reste du nucleus se dilue dans le plasma. Il n'y a plus de noyau visible mais cette sorte d'interrègne anucléé homologue de celui signalé chez *Iridia*, dure peu.

d) CONDENSATION DU CYTOPLASME GERMINATIF ET APPARITION DES NOYAUX SECONDAIRES¹. — Simultanément, dans les loges les plus externes le protoplasme se modifie. Au sein de la structure régulièrement alvéolaire, indice d'une constitution homogène, il apparaît des îlots de condensation colorables en rose foncé par l'éosine. Leur aspect massif, sans vacuole, contribue principalement à les rendre visibles. D'abord petites et isolées, ces plages se font plus nombreuses, confluent en rameaux étirés; c'est un véritable regroupement du cytoplasme germinatif dispersé (fig. 47, pl. IV). A ce stade les microsomes disparaissent: leur substance intervient probablement dans les profonds remaniements dont la plasma est le siège.

Le processus gagne vers les loges centrales tandis que dans les chambres périphériques une structure nouvelle se développe: au milieu des zones de condensation s'individualisent de petites bulles de $1\mu 2$ à $1\mu 5$. D'abord à peine discernables, elles deviennent visibles plutôt par opposition de compacité que par leur coloration propre, qui reste celle du cytoplasme germinatif. Le centre s'éclaircit au profit des parois plus sombres. Ces éléments générateurs formés les premiers, possèdent d'emblée la taille minime de noyaux de fin d'évolution gamogonique.

1. Cette partie de la gamogonie est la plus difficile à étudier, elle nécessite un matériel abondant et je déplore qu'un changement de domicile de Villefranche à Banyuls ne m'ait pas permis de retrouver dans cette dernière localité, les riches populations de Planorbulines de la rade de Villefranche-sur-Mer.

Si l'on se refuse à admettre l'hypothèse chromidiale et celle de leur naissance « de novo » au sein d'un chromidium, l'apparition simultanée de ces petites bulles dans un grand nombre de loges à la fois ne peut s'expliquer qu'en supposant chez *Planorbulina* une évolution gamogonique se rapprochant de celle d'*Iridia* c'est-à-dire l'expulsion précoce hors du noyau, d'un micronucleus générateur, incontrôlable soit par sa petitesse, soit par son incolorabilité, mais capable de se diviser. Les premières divisions de ce noyau primitif échapperaient à l'observation pour les mêmes raisons. Les produits formés, répartis dans les différentes loges émigreraient dans le cytoplasme germinatif dès la condensation de celui-ci (comme cela est fréquent chez les Coccidies et les Grégarines) et là, au sein d'un milieu favorable, prendraient la forme connue de petits noyaux bulleux, premiers stades visibles des noyaux des gamètes. D'autres apparaissent, leur nombre s'accroît, mais ils ne restent que peu de temps sous cette forme. Dans les premiers noyaux bulleux formés un vague réseau s'organise, après lui un granule superficiel fait son apparition. Il existerait peut-être aux stades précédents mais ne devient décelable qu'à ce moment. D'abord minuscule, cet élément n'en est pas moins visible, il se charge intensément d'hématoxyline ferrique et résiste aux régressions les plus poussées. Ce centrosome grossit et se dédouble, puis les deux éléments réunis par une desmose s'éloignent l'un de l'autre, et viennent se placer à deux pôles opposés (fig. 48, pl. IV) ; la desmose s'efface, tandis qu'un fuseau court, réfringent apparaît entre les deux grains.

Je n'ai jamais observé la prophase ; à la métaphase (fig. 49) la plaque équatoriale se compose de 5 ou 6 chromosomes massifs tandis que les caryo-centrosomes se sont effacés. Il est possible que la substance de ces derniers ait concouru à l'élaboration des chromosomes. Des affirmations définitives sur des éléments si petits seraient pour le moins prématurées ; les images observées sont quasi à la limite de la visibilité. Sur du matériel plus favorable, FÖRN (1936 b, p. 282, fig. 8) figure les « centrioles » d'une métaphase gamogonique de *Myxotheca arenilega* Sch. Toutes proportions gardées nos figures sont analogues aux siennes et se rapprochent beaucoup des mitoses de fin d'évolution gamogonique d'*Iridia*.

En anaphase la membrane nucléaire persiste encore ; le stock chromosomien est réparti en deux plaques-filles, mais là non plus il n'est pas possible de préciser le nombre et la forme des chromosomes. LISTER (1895, pl. VI, fig. 28) chez *Polystomella* et HOFKER (1930 a, p. 90, fig. 29)

chez *Eponides* représentent des phases analogues, préparatoires aux gamètes.

Après la télophase le caryosome réapparaît sur les noyaux reconstitués. Sur un réseau très apparent on distingue quelques éléments irréguliers (futurs chromosomes). La cinèse recommence mais cette seconde division comme les suivantes est beaucoup moins nette que la première ou que les mitoses correspondantes décrites antérieurement (p. 200) chez *Iridia lucida*.

La coloration générale des noyaux s'assombrit, gênant la finesse des observations. Les caryosomes deviennent à peine discernables des éléments du réseau. Celui-ci semble s'organiser en stries vaguement parallèles (fuseau ?) et variquées; l'ensemble s'allonge, s'étrangle au milieu, les granulations se dispersent avant que chaque noyau-fils ne soit individualisé (fig. 49, pl. IV).

A ce stade les noyaux pullulent; ils occupent toutes les loges de la Planorbuline, et s'étirent quelquefois en navettes aiguës au passage des forams. L'importance prise par la substance germinative enrobant les noyaux devient considérable. Cette substance forme un véritable plasma secondaire à larges mailles irrégulières dans les alvéoles duquel se retrouve le protoplasme maternel spumeux, très peu coloré.

Par la suite, le plasma maternel, totalement disparu, a fait place au plasma secondaire dense, bourré de petits noyaux sphériques si chromophiles (fig. 50, pl. IV) que leur structure réticulée nécessite après l'hématoxyline ferrique une régression inusitée pour être mise en évidence. Sur le vivant, les Planorbulines à cette phase du développement sont complètement dépigmentées et leur contenu paraît blanc laiteux comme celui de tous les Rhizopodes en gamogonie.

L'évolution gamogonique se poursuit comme chez *Iridia* et tous les Rhizopodes à gamètes flagellés. Les noyaux subissent encore un petit nombre de mitoses; ces divisions rapides et massives sont impossibles à saisir chez *Planorbulina*, malgré tout l'intérêt qu'il y aurait à situer et à observer la réduction chromatique s'il y en a une. Je ne suis pas plus en mesure de décrire les poussées flagellaires, mais il semble logique d'admettre qu'elles procèdent de la même façon chez tous les gamètes du groupe.

Finalement les noyaux s'entourent d'une zone plasmatique et s'animent de mouvements de bascule qui s'accélèrent et s'amplifient pour devenir un vrai fourmillement. Pendant cette agitation, une dernière division

nucléaire, bientôt suivie d'une bipartition du gamétocyte, transforme la masse entière en un essaim de spores flagellées qui s'échappent en nuages par les orifices périphériques. Toute la masse du parent est utilisée et, dans le test vide restent de petits fragments et granulations insignifiants qui n'avaient pas été expulsés à l'épuration.

En chambre humide la libération complète demande plus d'une heure. Elle doit être plus rapide dans les conditions naturelles ; l'agitation du milieu aidant à la dissémination et à la sortie des gamètes. C'est vers le soir et la nuit que j'ai toujours observé le plus grand nombre d'individus en sporulation ; le caractère paraît s'étendre à beaucoup de Foraminifères. La gamogonie, depuis le moment où les premiers symptômes apparaissent (épuration plasmatique) jusqu'à celui de la sortie des gamètes, met une dizaine de jours à s'effectuer. Cette durée, longue si on la compare à celle mise par *Iridia* est probablement due à la lenteur de la sortie du « chromidium », et de la dégénérescence macronucléaire chez *Planorbulina*, opposées à l'instantanéité d'éclatement et de dispersion du noyau chez *Iridia*.

4. — LE GAMÈTE

Dans une publication antérieure (LE CALVEZ 1935 c) j'ai eu l'occasion de signaler rapidement les gamètes de cette espèce et de préciser les traits communs à plusieurs types observés. La description complète des éléments reproducteurs d'*Iridia* faite au chapitre précédent (p. 205) m'évitera de recommencer pour ceux de *Planorbulina* une longue diagnose identique.

Sur le vivant (fig. 51 a, pl. IV) les gamètes de *Planorbulina mediterraneensis* sont doués d'un phototactisme nul, quels que soient l'intensité lumineuse et l'âge de la spore. Ils se déplacent en tournoyant plus lentement que ceux d'*Iridia* et présentent vers l'avant leur partie élargie. Ce mouvement est dû au battement des deux flagelles inégaux insérés en un point commun, à la base de la partie antérieure, au voisinage de l'inclusion grasseuse réfringente. En frottis colorés la ressemblance s'accuse encore avec *Iridia* par la taille du corps ($3\ \mu$ sur $1\ \mu 5$) celle des flagelles : $\pm 3\ \mu$ et $\pm 8\ \mu$ et l'aspect massif du noyau (fig. 51 b, pl. IV).

Comme il a été mentionné au début de ce chapitre, je n'ai pu observer la copulation de ces éléments ; le terme de gamète employé dans cet exposé semblerait donc prématuré. Je mets cependant ce résultat négatif sur le compte des mauvaises conditions aseptiques réalisées dans les expériences, et suis certain que la copulation est réalisable. Il n'y a pas plus

de différence entre ces spores flagellées et les gamètes que j'ai vu copuler chez *Iridia* qu'entre deux spermatozoïdes de Mammifères, par exemple. Je ne pense donc pas qu'on puisse refuser à ces éléments flagellés de *Planorbulina mediterraneensis* d'Orb. le vocable de gamète avec tout ce qu'il signifie.

F. — Individus polyvalents

Sous ce nom, on peut désigner certaines *Planorbulines* possédant deux ou plusieurs appareils embryonnaires (fig. XXI).

De pareils tests sont bien connus depuis longtemps chez les Foraminifères; les grandes expéditions océanographiques en ont ramené quelques-uns, appartenant aux espèces les plus variées. RHUMBLER (1902) signale tous les cas décrits jusqu'à cette date et trouve, dans les nombreux échantillons d'*Orbitolites*¹ polyvalents récoltés par le « Dana » de nombreux arguments en faveur de ses conceptions « mécaniques » de la croissance des Foraminifères.

A l'encontre de RHUMBLER (l. c., p. 229) je n'ai jamais rencontré l'association d'un appareil microsphérique et d'un appareil mégalosphérique, pas plus que la coalescence d'individus de tailles très différentes. Toutes les polyvalences se font à partir de très jeunes microsphériques² ou mégalosphériques et certaines peuvent contenir jusqu'à six individus, mais les conjoints, tous de même forme, sont aussi d'âge très voisin. Les possibilités d'association paraissent donc



FIG. XXI. *Planorbulina mediterraneensis*. Microphotographie d'un test bivalent jeune provenant de l'association « tête-bêche » de deux embryons. — Hypochlorite. baume de Canada ($\times 300$).

1. *Orbitolites* est un genre de choix pour la polyvalence : HERON-ALLEN (1915, p. 29 et fig. 33) signale un échantillon de *O. complana* formé à partir de six jeunes mégalosphériques fusionnés.

2. MYERS (1936, p. 133) pense que la rencontre d'individus polyvalents microsphériques implique nécessairement l'existence d'un kyste de conjugaison (analogue aux kystes de plastogamie de *Patellina* et de *Spirillina*) où s'organiseraient les jeunes microsphériques. La récolte de tels tests chez *Planorbulina mediterraneensis*, espèce à gamètes flagellés émis en mer libre par des gamontes solitaires, ruine complètement cette hypothèse.

beaucoup plus limitées chez *Planorbulina* que chez *Orbitolites* et liées strictement à des conditions d'âge et d'isomorphie.

En abandonnant le point de vue du test, si bien traité par RHUMBLER qu'on ne peut rien y ajouter, on remarque que la fusion des cytoplasmes, cause initiale de celle des coquilles, ne s'étend pas aux noyaux. Ainsi

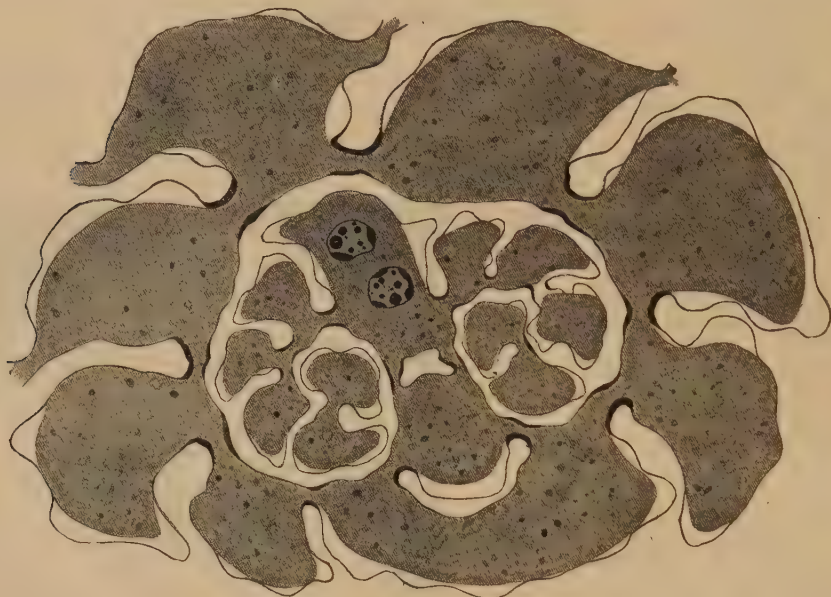


FIG. XXII. *Planorbulina mediterraneensis*. Individu bivalent; coupe de la partie centrale. Les deux noyaux sont dans la chambre VI commune aux deux associés. — Zenker, H. F. éosine ($\times 300$).

dans la *Planorbuline* bivalente représentée figure XXII il n'est pas possible de distinguer morphologiquement le cytoplasme d'un associé de celui de l'autre, mais les deux noyaux poursuivant chacun leur évolution et leur migration se trouvent côte à côte dans la même loge. Une autre preuve de la persistance fonctionnelle de chaque associé est fournie par la taille des loges construites immédiatement après la réunion. Elles ont approximativement le double du volume des loges homologues d'un individu de proloculum identique; ceci revient à dire que le foisonnement ectoplasmique qui leur a donné naissance était deux fois plus intense, grâce à l'addition des activités individuelles de chaque cytoplasme et de chaque noyau. Si l'on remonte la série des loges, on arrive très rapidement (dans certains cas, d'emblée) à une ou deux chambres dont la taille et la présence du troisième foramen caractérisent la chambre « tristylique » de *Planor-*

bulina normale (p. 213). Les loges suivantes ne sont pas plus grandes que celles d'un individu monovalent; mais la taille du couple dépasse de beaucoup l'ordinaire.

D'après les formes polyvalentes que j'ai pu examiner en préparations, l'évolution nucléaire est normale et ne montre rien de particulier si l'on excepte la duplicité des éléments. Les individus en association, tous du même âge, arrivent ensemble en reproduction et l'on peut supposer qu'une certaine régulation équilibre les petites différences individuelles. Chez *Planorbulina* le phénomène est donc très simple, et se ramène à la mise en commun de deux ou plusieurs tests; chaque associé évoluant comme s'il était seul; c'est une véritable parabiose.

Mais quel est le développement des Orbitolites cités par RHUMBLER, dans lesquels un adulte et un jeune sont fusionnés? Une régulation peut-elle encore jouer ou bien un des conjoints devient-il prépondérant? Le problème serait encore plus intéressant à élucider lorsqu'il s'agit d'une forme microsphérique associée à une mégalosphérique (RHUMBLER, p. 229). Une moitié de l'assemblage donne-t-elle des embryons et l'autre des gamètes? Il est regrettable que ces cas soient rares; ils nous éclaireraient sur l'activité nucléaire comparée des schizontes et des gamontes.

Ce mode occasionnel d'association des Foraminifères n'a rien de commun avec la Plastogamie, et plusieurs des « paires plastogamiques » observées par EARLAND en 1905 chez douze genres différents sont certainement dues à des coalescences analogues (*Peneroplis* et *Polystomella* tout au moins). Alors que les tests jumelés représentent une association végétative accidentelle, la plastogamie au contraire est une association reproductrice impérieuse, faisant partie du cycle et sans laquelle la reproduction ne peut avoir lieu. Les deux phénomènes sont morphologiquement convergents, et seule l'étude cytologique peut établir la valeur d'un couple.

G. — Résumé

1. Les tests de *Planorbulina mediterraneensis* d'Orb. se présentent sous deux formes. L'une *microsphérique*, assez rare, l'autre *mégalosphérique* très abondante. La première possède une loge initiale sphérique de 11 à 14 μ de diamètre. Le proloculum de la seconde est ovale et son diamètre moyen varie entre 23 et 56 μ . Aucune taille intermédiaire de proloculum ne relie les formes microsphériques (ou B) aux mégalosphériques (ou A).

2. Dans une très faible proportion, les récoltes contiennent des tests monstrueux, formés par la coalescence de plusieurs jeunes de même âge et de même type; mais il ne s'ensuit aucune modification nucléaire des associés.

3. Les individus B sont plurinucléés dès leur jeune âge. Les divisions nucléaires sont directes dans les premiers stades et procèdent par mitoses primitives à la fin de la croissance. L'évolution nucléaire aboutit à la formation de 60 à 100 noyaux qui se répartissent dans un plasma dégénéré.

4. La schizogonie n'est pas un simple morcellement du protoplasme maternel, mais une véritable incubation. Les embryons mononucléés construisent successivement 5 loges au sein du plasma nourricier à l'aide de leur ectoplasme, et transforment le sarcode maternel en cytoplasme embryonnaire par digestion progressive.

5. Les embryons représentent le départ des générations mégalosphériques. Les individus adultes A sont des deux sortes; un petit nombre, les A1 sont plurinucléés et ressemblent aux individus B par l'aspect et le nombre des noyaux, et l'identité des processus schizogoniques. Ils donnent naissance à d'autres embryons pentaloculins mononucléés.

6. Les individus A2 mononucléés sont les plus nombreux. Ils ne se distinguent en rien des A1, par les caractères externes. Le noyau reste unique pendant toute la période végétative, mais dégénère dès les premiers stades. La substance nucléaire filtre dans le protoplasme sous forme de traînées diffuses. Après la disparition du macronucleus, un cytoplasme germinatif s'organise en cordons dans lesquels apparaissent de petits noyaux. Ceux-ci se multiplient activement par mitoses typiques et remplissent tout le test. L'évolution gamogonique aboutit à la sortie, souvent nocturne, de gamètes très petits ($1\ \mu \cdot 5 \times 3\ \mu$) pourvus de deux flagelles inégaux ($\pm 3\ \mu$ et $\pm 8\ \mu$), d'un noyau massif et d'une inclusion graisseuse.

7. Le sort des gamètes n'a pas été suivi, leur faculté de copuler étant quelque peu entravée par les mauvaises conditions de l'expérience.

8. Pas plus les noyaux des générations B et A1 que le macronucleus de la génération A2 ne sont colorables par le Feulgen. Seuls les noyaux des gamètes donnent un résultat positif avec cette méthode.

III. — PATELLINA CORRUGATA Will.

Ce Foraminifère minuscule se rencontre en abondance sur les Cyanophycées qui tapissent les grands aquariums du Laboratoire Arago. Il s'y

nourrit des populations de diverses diatomées et autres organismes unicellulaires croissant sur le support.

La biologie et le cycle très particulier de *Patellina* sont bien connus depuis les travaux de SCHAUDINN (1895 c) et surtout de MYERS (1933-1934-1935 a et b). Presque en même temps que ce dernier auteur, j'ai commencé (1934) l'élevage et l'étude de cette espèce. Je ne peux que confirmer ici les belles observations de MYERS relatives au dimorphisme des tests et aux modalités du cycle. Mais, la plupart des recherches de l'auteur américain se rapportent à des ensembles décalcifiés et colorés « in toto ». Si cette méthode permet une compréhension plus rapide du cycle et un raccordement facile avec des observations sur le vivant, elle s'avère insuffisante lorsqu'il s'agit de phénomènes purement cytologiques et nucléaires. Pour l'étude de ceux-ci, l'inclusion classique à la paraffine et la coupe en série s'imposent; elles fournissent d'ailleurs des résultats d'un haut intérêt tant par les modalités des mitoses que par une structure particulière permettant de comprendre les différences de cycle entre Foraminifères à gamètes flagellés et Foraminifères à gamètes amiboïdes.

A. — Abrégé du cycle

Si deux sortes d'individus peuvent être trouvés et caractérisés chacun par des dimensions et une organisation particulière des tests, le dimorphisme est surtout biologique et réside dans le comportement très différent des deux formes.

Contrairement à MYERS je pense qu'il faut abandonner pour cette espèce les vieux termes de « microsphérique » et « mégalosphérique ». Les proloculus n'ont rien de comparable aux portions initiales des autres Foraminifères polythalamés dimorphes. La *microsphère* loin d'être une petite loge sphérique est ici une chambre ovale, aplatie et gibbeuse de $25\ \mu$ sur $55\ \mu$ environ. Quant à la « mégalosphère » c'est un tube spiral de 1 tour $1/4$ large d'une vingtaine de μ , en communication béante avec les loges suivantes. Les appellations morphologiques de « micro » et « mégalosphériques » n'ont déjà pas une signification précise dans une espèce où le trimorphisme introduit la notion de schizogonie chez une génération à grande loge initiale; ici, elles ne correspondent plus à rien et seront remplacées respectivement par les termes biologiques de « schizontes » et de « gamontes ».

La forme la plus commune, parce que de taille plus importante et de

longévité plus grande est le schizonte. C'est une Pateline possédant un nombre variable de noyaux et construisant successivement une dizaine de loges semi-lunaires. A la fin de sa vie adulte, l'animal commence à entourer son bord ventral d'un kyste annulaire formé de débris amenés par les pseudopodes et de déchets expulsés du protoplasme, puis le test se soulève du support tandis que le kyste s'accroît en hauteur, agrandissant ainsi le volume de la cavité sous-ombilicale. Deux mitoses successives quadruplant le nombre des noyaux, précèdent presque immédiatement l'émigration du protoplasme dans la cavité. Chaque noyau devient le centre d'organisation d'un petit embryon constitué au sein de la masse cytoplasmique et deux jours après, les jeunes formés soulèvent le couvercle maternel et s'échappent. Du test maternel il ne subsiste plus que la partie dorsale; les loges internes et le mur ventral ont été dissous et le calcaire utilisé pour la construction du test des embryons.

Ces jeunes sont des gamontes, individus mononucléés. Pendant leur vie libre ils se déplacent lentement sur le support et s'accroissent un peu. Après cinq à six jours qui peuvent être considérés comme âge minimum de maturité, les gamontes manifestent une attraction très nette les uns pour les autres. Dès que leurs pseudopodes arrivent en contact, les tests se rapprochent et s'assemblent. L'association peut comprendre un nombre assez élevé d'individus (MYERS en a compté jusqu'à 9); les tests se disposent alors d'une façon symétrique comme des faces d'un polyèdre. Les interstices sont remplis de débris amenés par les pseudopodes et l'édifice en coupole est solidement relié au support par un kyste annulaire analogue au kyste de schizogonie. A ce phénomène, SCHAUDINN (1895 c) a donné le nom de Plastogamie.

Chez chaque associé l'évolution est synchrone, et débute par deux mitoses gamogoniques successives, précédant de peu la sortie du protoplasme dans la région sous-ombilicale. Il s'y rassemble en une bulle blanchâtre entourée d'ectoplasme qui se divise ensuite en quatre sphères uninucléées. Il y a à ce moment quatre fois plus de sphères que d'individus en association. Après ce stade les sphères deviennent amiboides, se déforment et les limites en paraissent beaucoup moins distinctes que les figures données par MYERS (1935 a, pl. XIV) le laisseraient supposer. La suite du phénomène ne se distingue bien que sur préparations fixées et colorées. Une nouvelle mitose gamogonique réductrice accompagnée de plasmotomie, double encore le nombre des éléments, puis ceux-ci (gamètes) se fusionnent deux à deux au milieu d'un brassage intense. Après une

brève phase de repos, deux mitoses post-zygotiques successives donnent 4 noyaux dans chaque copula. Parfois une mitose surnuméraire porte à 8 le nombre des noyaux d'un lot. En cours d'évolution et surtout vers la fin, de nombreux noyaux dégénèrent, il en résulte à la fois un total de zygotes inférieur à quatre fois le nombre d'associés, et un nombre de noyaux inférieurs à 4 (ou accidentellement 8) dans chaque zygote. Chacun de ces amas plurinucléés devient le centre d'organisation d'un embryon constitué au sein de la masse cytoplasmique et quelques jours après les jeunes formés disloquent la coupole de tests vides et sortent. De même qu'à la schizogonie et pour la même raison, les tests sont réduits aux murs dorsaux des loges. Les jeunes sont des « schizontes » plurinucléés qui recommencent le cycle.

Selon MYERS le déroulement d'un cycle complet demande 40 jours à 21° C. J'ai trouvé à Banyuls des chiffres un peu inférieurs pour la même température.

B. — Évolution nucléaire au cours de la schizogonie

Les noyaux des schizontes constituent un magnifique matériel pour l'étude de la mitose chez *Patellina*. Les 3 divisions gamogoniques et les 2 post-zygotiques ressemblant beaucoup à la seconde des 2 mitoses schizogoniques, la description détaillée du phénomène ne sera donnée que pour ces dernières.

1. — LES NOYAUX VÉGÉTATIFS

Après la seconde division post-zy-

gotique les noyaux formés (4 en principe dans chaque futur schizonte), émigrent vers le proloculum et passent vite au repos (fig. xxiii). Ce sont alors de petites sphères de 8 à 9 μ , très colorables, entourées d'une mem-

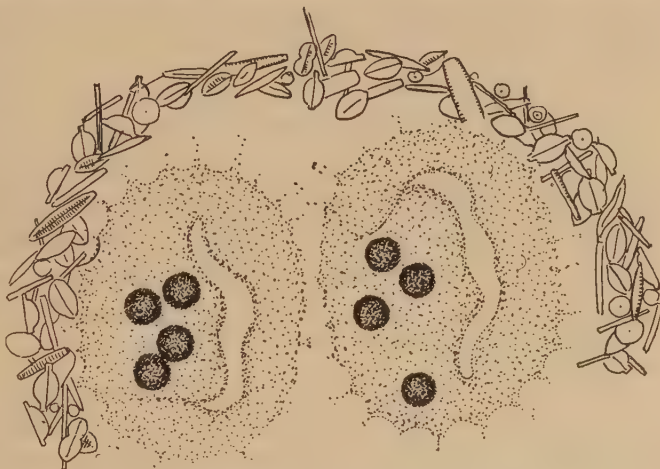


FIG. XXIII. *Patellina corrugata*. Coupe de deux jeunes schizontes prêts à sortir du kyste de plastogamie. — Bouin, H. F. ($\times 600$).

brane à peine visible; entièrement occupées par une chromatine finement granuleuse, très dense, parsemée çà et là de concrétions plus grosses; la position pariétale de quelques-uns de ces amas fait songer à de futurs endosomes nucléaires (fig. 52, pl. V). En un point de la surface une petite dépression cupuliforme souvent effacée signale l'emplacement du pôle de la mitose précédente.

À la naissance des jeunes schizontes, l'appareil nucléaire n'a subi aucune modification. Il en sera de même pendant toute la croissance, mais il ne paraît pas impossible que dans quelques cas il se produise une bipartition passive du noyau au passage de foramens étroits. Cette supposition niée par MYERS (1935 a, p. 356) est justifiée par certaines images obtenues en préparations colorées et aussi par le fait que le nombre des noyaux dans les schizontes adultes dépasse presque toujours de 1 ou 2 unités celui trouvé dans les jeunes. SCHAUDINN (1895 c) ne cite que ce mode de multiplication nucléaire. Chez *Spirillina vivipara* Ehr., dont le cycle est identique à celui de *Patellina*, on peut faire les mêmes constatations.

En dehors de cette possibilité la minime évolution nucléaire visible au cours de la croissance, porte sur la position des noyaux, leur taille et la structure fine de la chromatine. Chez les formes de petite taille, les noyaux de 10 à 15 μ de diamètre se rencontrent à partir du premier tour de spire. La chromatine y constitue une masse spongieuse à alvéoles irrégulières; quelques endosomes pâles mais assez volumineux sont déjà étalés contre la membrane dans une position caractéristique.

Chez les individus de taille moyenne les noyaux émigrent plus loin vers les dernières loges formées. Certains ont été surpris par le fixateur dans une attitude telle qu'elle laisse supposer une bipartition due à la cyclose et aux foramens. La chromatinité des endosomes s'est affirmée tandis que la chromatine organisée en filaments entremêlés comme on peut le voir sur les coupes para-tangentielles, absorbe fortement les colorants basiques.

Cette structure se retrouve chez les grands schizontes. Les noyaux excessivement plastiques, placés dans la seconde moitié de l'animal atteignent et dépassent 25 μ ; sur des filaments achromatiques tordus et entremêlés, des granulations de plus en plus nombreuses commencent à apparaître. L'enchevêtrement du peloton ne permet pas de savoir si cette sorte de spirème est un filament unique ou bien constitué déjà d'un paquet d'éléments distincts représentant chacun un futur chromosome; la suite de l'évolution nucléaire incite plutôt à accepter cette seconde hypothèse.

Signalons dès maintenant le comportement particulier de ces noyaux vis-à-vis de la coloration de Feulgen. Alors que toutes les tentatives effectuées sur les schizontes d'*Iridia* ou de *Planorbulina* étaient vaines, la réaction colore ici en violet intense les filaments de chromatine mais respecte les endosomes pariétaux. Par contre ces derniers prennent fortement le vert après action complémentaire du Lichtgrün (fig. 96, pl. VII), on peut donc les homologuer à des nucléoles vrais. La méthode de Mann au bleu de méthyle-éosine confirme les résultats du Feulgen : elle colore en bleu les filaments du spirème et en violet pourpre les endosomes. On trouvera dans la partie générale (p. 276) les conclusions à tirer de cette structure particulière des noyaux de *Patellina* et de leur comparaison avec ceux des Foraminifères à gamètes flagellés.

2. — PREMIÈRE MITOSE SCHIZOGONIQUE

L'activité nucléaire se déclenche quelques heures après l'enkystement. Elle débute par un accroissement de la colorabilité générale tandis que l'aspect du noyau se modifie subitement. On observe d'abord (fig. 53, pl. V) un épaississement du spirème ; les filaments deviennent plus distincts et les anses moins nombreuses, signe d'une concentration précoce accompagnant la contraction linéaire. On atteint très rapidement le stade où les chromosomes apparaissent comme de gros éléments vermiculés et sinueux (fig. 54, pl. V), hérissés de quelques courts prolongements en épine, et répartis dans toute l'aire nucléaire. Le nombre en paraît plus élevé que le chiffre diploïde (24) mais leur enchevêtrement joint à l'obligation d'observer le noyau en section mince ne permettent pas de savoir s'il s'agit de portions de chromosomes débités par la coupe ou de chomomères. Sur quelques-uns des éléments assez longs, orientés dans le plan de coupe on note déjà une fissuration très nette. Certains sont fendus dans toute la longueur et les moitiés ne se touchent plus que par les extrémités. D'autres présentent leurs deux chromosomes-fils torsadés et simulent des appariements méiotiques. Aucune polarité n'existe encore et tout le matériel chromatique est entassé pêle-mêle sans orientation visible.

Le clivage s'accroît tellement qu'un peu plus tard, bien avant l'apparition du fuseau, les chromosomes-fils s'écartent complètement l'un de l'autre (fig. 55, pl. V) ; ce processus est donc indépendant du mécanisme fusorial et provoqué soit par les chromosomes eux-mêmes à cette époque, soit par une fissuration remontant à la télophase antérieure.

Après leur libération les chromosomes-fils restant vaguement parallèles continuent à se raccourcir et à épaissir leur calibre ; le tassement conduit finalement à des éléments dont la longueur ne dépasse guère le diamètre du noyau. Vers cette fin de prophase les nucléoles entrent en activité. Ils s'affaissent d'abord contre la membrane ; puis leur face interne devient chromophile aux dépens du reste, et bourgeonne des grains chromatiques éparpillés dans le caryoplasme cortical.

Pas plus que chez *Iridia* et malgré la fixation de très nombreux schizontes au stade désiré, je n'ai pu connaître l'origine du centrosome¹. Sur la figure la plus précoce (fig. 56, pl. V) la dicentrie est réalisée depuis longtemps et les deux pôles divergent déjà notablement. Une forte contraction du stock chromatique (accentuée peut-être par la fixation) a tassé celui-ci dans une région centrale où sa concentration permet difficilement d'analyser la position relative et la forme des éléments. Sur les sections para-tangentielle on voit néanmoins que les chromosomes-fils ont perdu tout rapport, même de parallélisme, qu'ils affectent en général des formes d'anses volumineuses et trapues et tournent leur courbure vers leur pôle respectif. Les endosomes nés par bourgeonnement, dispersés largement dans le caryoplasme en dehors du fuseau, ne semblent subir aucune modification. Les gros endosomes pariétaux sont disparus et malgré cette transformation nucléolaire à la mitose il faut remarquer que les endosomes entrant en activité après la formation des chromosomes ne concourent jamais à l'élaboration de ces derniers. Il n'y a donc aucune connexion entre nucléoles et chromosomes.

La migration des centrosomes est rapide et les phases intermédiaires rares ; on atteint très vite des stades métaphasiques dans lesquels les fuseaux convergent vers deux pôles opposés. C'est sous cet aspect de durée plus longue que les autres, que se présentent la plupart des noyaux de schizontes, fixés peu après l'enkystement (fig. 57, pl. V).

Sollicitée par les pôles du fuseau, la membrane se déforme suivant le grand axe du noyau et se soulève en deux mamelons opposés. Au fond de chacune de ces saillies cupuliformes, les préparations très colorées mettent en évidence deux centrosomes en plaques bien séparés l'un de l'autre. Il est probable que ce second dédoublement centrosomien, fréquent chez de nombreux Protistes, est plus précoce encore et suit de près le premier, mais je n'ai pu l'observer avec certitude sur les figures plus jeunes. De

1. Elle doit être entièrement nucléaire comme celle du fuseau puisque la membrane ne disparaît pas.

chaque cupule sort un bouquet dense de fibres fusoriales qui s'épanouit et disparaît dans la région équatoriale occupée par les paires de chromosomes-fils. Ces derniers, disposés assez irrégulièrement sur le fuseau se cassent en deux et tournent la charnière vers leur pôle respectif. Les branches inégales et massives, portant sur toute leur longueur des variations annulaires semblent composées d'une pile de disques chromatiques

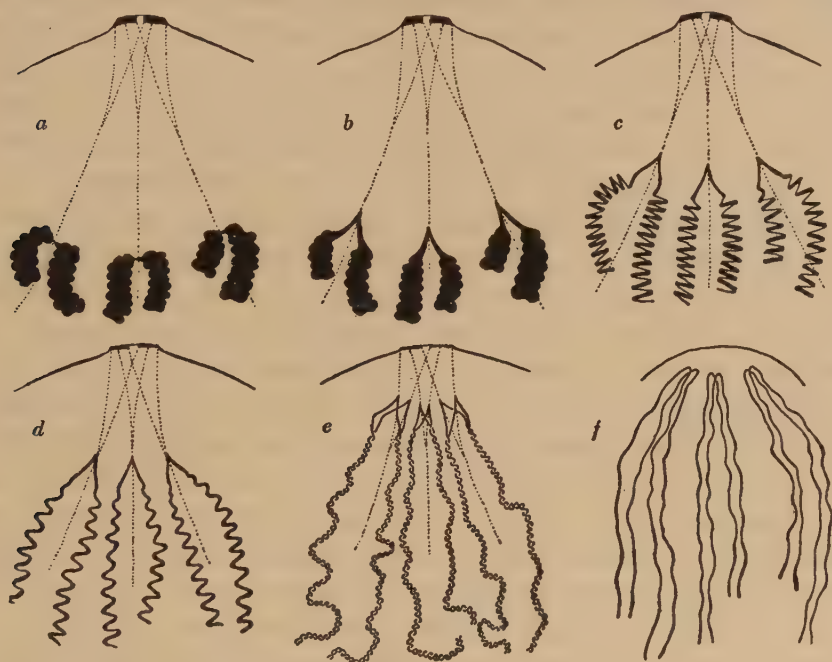


FIG. XXIV. *Patellina corrugata*. Première mitose schizogonique; a, fin de la métaphase; b, début de l'anaphase; c, déroulement de la « internal spiral »; d, relâchement des spires; e, dédoublement proximal et apparition de la « relational spiral »; f, fin de l'anaphase: effacement des centrosomes et séparation des chromatides de la seconde mitose. (Figures semi-schématiques ne concernant qu'un pôle. Trois chromosomes-fils et leurs fibres correspondantes ont seulement été représentés.)

étroitement juxtaposés; la suite de l'évolution montre qu'il s'agit d'une spirale contractée. Enfin l'apex de chaque chromosome-fils repose sur la fibre fusoriale correspondante par un « étranglement d'insertion » très prononcé réunissant les deux branches (fig. XXIV a) mais aucune autre constriction n'est visible.

La montée des chromosomes-fils vers les pôles se déroule suivant un processus particulier qui semble avoir échappé à MYERS. Ni son texte, ni les figures qui l'accompagnent (fig. 4, 6, pl. X) ne le signalent, et bien plus, les images illustrant sa seconde mitose schizogonique

(fig. 10, 12, pl. XI) se rapportent sans aucun doute à l'anaphase de la première.

A l'aube de l'anaphase les étranglements d'insertion glissent le long du fuseau et s'éloignent des branches massives en étirant un peu de substance chromosomiale derrière eux. A ce stade les gros chromosomes-fils semblent suspendus par paires aux deux extrémités d'une bride en V mince et acuminée (fig. xxiv *b*). Mais presque aussitôt ce début d'allongement fait place à un déroulement. La pointe des V monte rapidement vers le pôle entraînant derrière elle les branches des chromosomes-fils qui se dévident alors en spirale chacune à la manière d'un ressort à boudin dont on tirerait l'extrémité (fig. 58, pl. V et fig. xxiv *c*). Le relâchement des spires se propage dans tous les éléments (24 d'après MYERS) dont les extrémités distales restent toujours à l'équateur de la mitose (fig. xxiv *d*). Dans les cas extrêmes où le filament anaphasique est presque complètement déroulé, son apparence rugueuse suggère une structure interne plus complexe. Cette structure secondaire apparaît peu après, tandis que l'ascension polaire se poursuit. L'apex des chromosomes-fils se scinde d'abord en deux V fils, légèrement divergents, puis le filament se dédouble à son tour en deux chromatides plus minces enroulées elles aussi en spirale l'une sur l'autre (fig. 59, pl. V et fig. xxiv *e*) étroitement enlacées au début, elles s'écartent de plus en plus tandis que les pointes s'approchent des pôles. Cette torsade secondaire à tours plus étroits et à pas plus faible se défait rapidement et chaque chromatide se sépare de son associée. En fin d'anaphase les chromatides sont complètement isolées et il existe à chaque pôle un nombre d'éléments double du nombre diploïde (fig. xxiv *f*) ce qui ferait 48 anses et 96 branches par demi noyau, si l'on accepte le chiffre donné par MYERS. A cette période le noyau s'étire et ressemble tout à fait à la figure 12 de MYERS (1935 *a*, pl. XI) donnée comme anaphase de seconde mitose; les anses jumelles composant les chromosomes-fils achèvent de se détendre et il apparaît nettement que quelques-unes (5 ou 6) sont beaucoup plus longues que les autres. D'après leur taille on peut faire trois lots : les grandes de 25 à 30 μ ; les moyennes de 15 à 20 μ ; et quelques petites de 7 à 10 μ (fig. 60, pl. V).

La membrane nucléaire persiste toujours et plusieurs endosomes sphériques moins colorables que les chromosomes se rencontrent au sein d'un caryoplasme finement hyalin.

Quand la mitose atteint de 50 à 60 μ , elle se coude le plus souvent en bissac sous l'influence des courants; les deux noyaux-fils se séparent par

étrangement central et récupèrent rapidement leur forme sphérique. Les paires de filaments chromosomiens refoulés brusquement par leurs extrémités libres, se tassent et se fripent sur toute leur longueur. Ce stade de télophase est celui auquel le noyau se fige, pendant un temps très court il est vrai, jusqu'à la seconde division; on le rapprocherait volontiers de la division des trophocytes de *Blastodinium* (CHATTON 1920, p. 99 et 210) mais chez ces derniers, la télophase quiescente va plus loin et se complète par un état binucléé caractéristique.

3. — SECONDE MITOSE SCHIZOGONIQUE

Il ne peut guère être question ici de prophase puisque la mitose n'est précédée d'aucune phase dispersée de la chromatine et que l'autonomie déjà complète entre les lots de chromosomes dévolus à chaque futur noyau-fils, remonte à l'anaphase précédente.

A une pro-métaphase précoce (fig. 61, pl. V), deux centrosomes en mamelon écartés de $1/6$ d'arc de cercle, commandent un fuseau bipolaire court et épanoui, à l'équateur duquel se groupent les chromosomes-fils. L'orientation de ceux-ci, visible dans la partie proximale, se perd vers les extrémités distales enchevêtrées; les endosomes restent passifs comme dans la première mitose.

Puis les deux fuseaux s'écartent, cheminant le long de la membrane nucléaire. Les chromosomes-fils suivent le mouvement, basculent et sur les images métaphasiques symétriques ils apparaissent comme un paquet central coiffé par deux cônes fusoriaux opposés (fig. 62, pl. V). La polarité des anses, si visible aux premières phases, a fait place à un enchevêtrement secondaire dû à la rotation de 90° de chaque lot de chromosomes suivant deux directions divergentes. L'extension du fuseau vers l'intérieur réduit encore le volume occupé par les chromosomes, et ceux-ci, parallèles dans tout l'espace nucléaire au début de la prophase, sont maintenant opposés, mais semblent pelotonnés dans une petite zone équatoriale. L'aire centrosomienne occupe le fond d'une cupule comme à la première mitose; sa faible colorabilité ne permet pas de savoir si un seul ou deux centrosomes sont présents.

Il n'y a pour ainsi dire pas d'anaphase, à l'encontre de ce qu'affirme MYERS. Le noyau s'étire un peu par allongement des calottes fusorielles, l'alotissement des chromosomes-fils s'opère rapidement et sans migration dans la région équatoriale, puis une constriction précoce de la membrane

nucléaire isole les noyaux-fils. Chacun d'eux ressemble à un « parachute » (fig. 63, pl. V), comprenant une calotte de chromosomes entremêlés, étalée sur la moitié du noyau, raccordée par des fibres nombreuses et réfringentes à l'aire centrosomienne occupant le fond d'un cône fusorial aigu.

Sans aucun paradoxe on pourrait presque dire que l'anaphase a lieu après l'individualisation des noyaux-fils. En effet, tandis que ceux-ci reprennent une forme sphérique, le centrosome et le fuseau persistent. Les pointes en V des chromosomes surgissent de la calotte enchevêtrée et montent vers le pôle (fig. 64, pl. V). Ils emplissent peu à peu toute l'aire nucléaire et après disparition du centrosome les pointes chromosomiales restent toutes groupées autour d'une petite zone polaire plus claire. Contrairement à la télophase de la première mitose, l'évolution nucléaire s'oriente vers la quiescence. Il en résulte pour les chromosomes une perte progressive de chromaticité déjà sensible à la fin de la métaphase. Cette transformation morphologique ne permet guère d'interpréter plus avant l'aspect rugueux du chromosome anaphasique et d'affirmer qu'il correspond à un début de différenciation interne en deux éléments spiraux torsadés. On peut logiquement supposer que le dédoublement, superposé au retour à la quiescence, se trouve masqué par le gonflement chromosomal.

Une telle fin de seconde mitose est très différente de la description correspondante de MYERS. L'auteur américain voit 6 noyaux chez une Patelline (cf. fig. 10, pl. XI) et suppose implicitement qu'une division schizogonique antérieure a doublé le nombre des noyaux (3) de l'individu végétatif considéré. Les images de MYERS ne ressemblent en rien à une anaphase de seconde mitose; elles sont par contre la représentation exacte de la phase correspondante d'une première cinèse, et je suis persuadé que l'auteur, influencé par le nombre élevé et pair des noyaux (6) a confondu les deux stades. Une mitose a bien précédé celle figurée par MYERS mais c'était certainement une division post-zygotique surnuméraire ayant, à la fin du cycle précédent porté à 6 le nombre des noyaux du futur schizonte¹.

C'est à cette période de la vie du schizonte que le plasma quitte le test pour émigrer dans l'espace sous-ombilical. Il s'y rassemble en une masse

1. Cette éventualité n'a cependant pas échappé à MYERS; dans une seconde note accolée à la première (1935 b, p. 401), il la signale incidemment, mais suppose aussi que la cinèse surnuméraire pourrait parfois se placer à la suite de deux mitoses schizogoniques; je n'ai jamais observé ce dernier cas et je ne crois pas qu'il soit possible.

discoïde dans laquelle les nombreux noyaux formés ne se divisent plus et reviennent lentement au repos.

La polarité des noyaux et des chromosomes s'observe très longtemps. Il est possible que l'existence de la zone polaire due à une condensation nucléaire particulière dans laquelle les chromosomes ne pénètrent point, représente une formation centrosomienne au repos, de persistance tardive. Mais son incolorabilité permet mal de la suivre dans les étapes quiescentes ultérieures.

Tant qu'ils sont encore individualisés les chromosomes restent pointés vers le pôle mais ils se déforment, se tassent (fig. 65, pl. V), et se résolvent finalement en petits grains chromatiques d'abord alignés, puis dispersés dans l'aire nucléaire. L'examen de sections nucléaires très minces montre que ces grains sont tous disposés en chapelets sur un support achromatique filiforme et tortueux représentant sans doute le « spirèmoïde » des noyaux quiescents de HOLLANDE (1937, p. 350). On retrouve quelques endosomes, peu colorables, libres dans le caryoplasme périphérique. Ils ne sont jamais en contact avec la chromatine. A propos de ces endosomes, remarquons qu'ils subsistent sans changement à travers les deux mitoses; le stock se répartit en deux lots égaux à la métaphase. Cette persistance des endosomes ne se retrouve pas dans les mitoses gamogoniques et post-zygotiques; dès la première prophase les nucléoles se dissolvent et ne reparassent qu'au repos nucléaire des jeunes schizontes.

4. — CONSIDÉRATIONS SUR LES MITOSES

Les deux mitoses schizogoniques de *Patellina* ne peuvent se séparer l'une de l'autre, leur couple constitue une série unique par la clarté des modifications chromatiques. Leur étude met particulièrement en évidence deux notions qui s'imposent de plus en plus dans la morphologie du chromosome : celle de *chromatide* et celle plus récente de *spiralisation* de la substance du chromosome. Mais les recherches qui s'y rattachent ont donné lieu à un tel foisonnement de noms, les auteurs qui les ont entreprises, s'il leur est arrivé d'utiliser les mêmes termes, leur ont donné parfois des noms si différents, qu'il ne me semble pas inutile de préciser et de confronter rapidement les diverses données avant d'indiquer les conclusions de mes observations.

Le terme de chromatide, créé par MAC-CLUNG (1900) pour désigner les moitiés fondamentales des chromosomes méiotiques entre le stade

diplotène et la seconde métaphase, s'étendit sans objection aux demi-chromosomes mitotiques considérés entre le tout début de la prophase et la métaphase. Après ces stades, c'est-à-dire à partir de l'anaphase les chromatides deviennent des chromosomes-fils du fait de leur séparation définitive et de la transformation de leur structure.

En toute justice, il faut reconnaître que la notion de chromatide fut surtout féconde dans l'étude des divisions réductionnelles et qu'elle permit de concilier les exigences de la génétique et celles de la cytologie. (Cf. DARLINGTON 1937, ch. IV, VII, IX, X, XI, XII.) La dualité chromosomiale précoce était cependant connue depuis longtemps; dès 1887, FLEMMING l'avait située au stade du spirème grêle, dans les mitoses somatiques de Salamandre. A. DEHORNE (1910, 1911 *a* et *b*) montra sur un matériel varié qu'on pouvait, dès la télophase d'une mitose somatique, constater l'individualité d'éléments longitudinaux qui deviendront les chromosomes-fils deux divisions plus tard, et conclure à leur continuité d'une télophase à la prophase suivante.

Sur un matériel mitotique favorable, il est possible de constater qu'à la plus précoce prophase les filaments chromosomiaux sont déjà doubles et il est probable que cette propriété est un caractère universel de toute prophase (DARLINGTON 1937, p. 23).

La spiralisation des chromosomes est de découverte presque aussi ancienne puisque BARANETZKY l'avait observée dès 1880 dans les cellules mères du pollen de *Tradescantia*. Cette structure fut longtemps l'apanage des cellules végétales malgré quelques descriptions fragmentaires dans l'autre règne. En même temps que se dégageait cette spiralisation, à l'étude de laquelle un grand nombre de cytologistes apportent des contributions incessantes, les diverses interprétations étaient à l'origine frappées de confusion par le développement parallèle d'une autre notion : celle du *chromonema*. Tous les auteurs admettent bien que le chromosome est formé d'un substratum protéique ou matrice (SHARP 1929) chargé de substance chromatique, mais pour certains cytologistes cette substance chromatique constitue à la surface de la matrice un filament présentant des épaisissements diversement localisés, parfois spiralés souvent en zigzag, quelquefois doubles (KAUFMAN 1926 chez *Tradescantia*) ou ne se dédoublant qu'à la prophase (MARTENS 1922 chez *Paris quadrifolia*). Cet élément chromatique s'opposant à la matrice achromatique a été nommé filament chromonémique ou chromonema (VEJDOVSKY 1912). Pour d'autres auteurs (GEITLER 1935) le chromonema ne se situe

pas à la surface de la matrice, mais dans sa partie interne. Cette formation spiralée serait détruite par les fixateurs ordinaires, raison pour laquelle on ne peut le plus souvent en déceler la présence sur les coupes. Ce chromonema se met en évidence par la microdissection (WADA 1935) et les frottis traités par la méthode du carmin acétique.

A la lumière des dernières recherches de HOLLANDE (1937) le chromonema de VEJDOVSKY tout comme celui de GEITLER ne seraient que des artefacts provoqués par des défauts de technique. Le filament sidérophile superficiel présentant des épaisissements diversement localisés correspondrait aux constituants mal fixés et mal colorés du système d'appareils nucléosomiens périchromosomiques : minuscules grains de chromatine agglomérés ou non (nucléosome, métanucléosome, centres nucléosomiens) et tractus les reliant entre eux (tractus nucléosomiens). Et toujours selon HOLLANDE le chromonema de GEITLER observable dans l'axe de la matrice achromatique serait lui, formé par la précipitation de l'érythrospirémine du chromosome. Les deux interprétations contradictoires du chromonema tendraient donc, d'après HOLLANDE, à n'avoir plus qu'un intérêt historique; d'ailleurs DARLINGTON dans la seconde édition de son livre (1937) n'accorde plus, au terme, qu'un sens très vague, similaire de *leptonema*, *pachynema*, etc., désignant par là le « chromosome thread » en général ou bien aux stades leptotène, pachytène, etc.

Débarrassés de leur chromonema, les chromosomes n'en apparaissent pas moins spiralés dans des cas de plus en plus nombreux (sinon dans tous). D'après les dernières recherches, plusieurs torsions spiralées sont à envisager selon qu'on s'adresse à une division mitotique ou méiotique et même suivant la phase de la cinèse.

A la prophase mitotique chaque chromatide se raccourcit et organise intérieurement une spirale (internal spiral¹) qui ne sera vue qu'en anaphase ou en télophase par extension générale et relâchement de ses tours (GEITLER 1935 chez *Allium*). Dans certains cas, les masses des deux chromatides spiralées restent parallèles, mais dans d'autres elles s'entortillent l'une autour de l'autre réalisant ainsi une « relational chromatid spiral » pouvant subsister tout au plus jusqu'à la métaphase (DARLINGTON 1936).

Très souvent un reste de structure spiralée subsiste après la télophase, c'est la « relic spiral » qu'on retrouve même au début de la prophase suivante (chez *Tradescantia*, KUWADA et NAKAMURA 1934) ce qui

1. D'après la terminologie de DARLINGTON (1937).

laisse supposer que les chromosomes de ces noyaux sont non seulement permanents, mais encore immobiles durant l'interphase.

Au cours de la méiose, à ces structures s'en ajoutent d'autres plus compliquées. En particulier, dans la première des deux divisions méiotiques (l'hétérotypique) la fissuration des chromatides des éléments monovalents est tardive (au stade diplotène) et le chromosome, de son côté, subit une réduction linéaire beaucoup plus importante qu'à la mitose. Un traitement approprié permet de constater dans les chromatides de ces gros chromosomes méiotiques que deux dispositions spiralées se superposent : « la minor spiral » organisée elle-même en « major spiral ». La « minor spiral » correspondrait à « l'internal spiral » de la mitose (FUJII 1927) ce serait la structure constante et normale de toute chromatide au cours de la cinèse, qu'elle soit méiotique ou mitotique.

La « major spiral » caractérisée par une organisation en vis de grand diamètre de toute la masse chromatidienne déjà spiralée semble surtout caractéristique de la première division méiotique et cet enroulement supplémentaire serait responsable de la contraction linéaire intense subie par le chromosome; contraction qui atteint son maximum à la diakinèse : KUWADA et NAKAMURA (1933, 1934) sont parvenus *in vivo* à dérouler ces deux spirales chez *Tradescantia* et MAKINO (1936), sur les frottis de testicules d'un Orthoptère du genre *Podisma*, a le premier, étendu la notion de double spiralisation aux méioses animales. Enfin, de multiples complications peuvent surgir selon que les chromatides sont enroulées jointivement dans leur spirale « major » ou bien aussi dans leur spirale « minor » et par la présence de chiasmata qui peuvent parfois inverser le sens d'enroulement d'un segment spiral. Les chromosomes appariés peuvent eux-mêmes s'entortiller et constituer des « relational chromosome spiral ». La seconde division méiotique a plus de ressemblance avec la mitose et généralement la « minor spiral » est seule représentée.

Même dans le cas simple d'un chromosome somatique caractérisé par un seul type de spirale dans la chromatide (minor = internal) il semble bien que des figures très différentes soient observables suivant que les chromatides restent intimement accolées dans le chromosome où sont déjà séparées à l'établissement de la structure spirale; GEITLER, dès 1935 (p. 520) avait posé le problème. Dans le premier cas, on est en présence de deux hélices ayant même axe, même diamètre, même pas et même « point d'origine », il est alors impossible de les distinguer l'une de

l'autre et l'observation ne rapporte qu'une spirale unique, épaisse, pouvant se dissocier dans les phases ultérieures en deux spirales de même axe et de tours rigoureusement parallèles.

Si les chromatides se manifestent à l'intérieur du chromosome avant la spiralisation, chacune d'elles développe sa structure spirale pour son propre compte et le chromosome contient deux hélices ayant approximativement même diamètre, même pas, mais des axes différents. Les deux masses spiralées apparaissent côte à côte dans le chromosome¹; ceci est réalisé en principe dans la première mitose schizogonique de *Patellina*. En effet, dès l'aube de la première prophase les chromatides sont définitivement séparées et ce clivage remonte peut-être plus haut, bien que la longue quiescence végétative ne permette pas de l'apprécier. L'organisation spirale se termine sur des éléments qui sont déjà des chromosomes-fils quoique le noyau soit encore en prométaphase (fig. 56, pl. V). La spirale qui apparaît au début de l'extension anaphasique peut donc être considérée comme le relâchement d'une « internal spiral » élaborée en prophase.

Dès le milieu de l'anaphase, l'apparition d'une autre structure qui fait morphologiquement partie de la division suivante, permet de préciser l'origine et le comportement des éléments de cette seconde mitose.

Une telle disposition résulte manifestement du relâchement d'une « relational chromatid spiral » selon la terminologie de DARLINGTON : chacun des deux brins chromatiques torsadé avec l'autre correspondant à la moitié longitudinale du chromosome métaphasique est une véritable chromatide dans le cadre de la seconde mitose.

Il faut peut-être rechercher l'origine de ce dédoublement précoce dans l'activité de la calotte centrosomienne dicentrique. Le chromosome anaphasique se scinde dès que sa portion centromérienne (étranglement d'insertion) atteint la région subpolaire où les fibres se bifurquent franchement et vont chacune à leur centrosome respectif. Si l'on sait que le centromère est toujours dédoublé à l'anaphase de la mitose (DARLINGTON 1937, p. 538), on peut supposer que chaque centromère fils, sollicité par une fibre d'origine différente entraîne sa chromatide et la sépare de sa jumelle. En tout cas, à la phase correspondante de la seconde mitose,

1. Il n'en est pas toujours de même, et dans une note récente PÉTAU (1937) signale que les chromosomes de *Merodinium* sp. parasite extra capsulaire de *Collozoum*, restent compacts jusqu'au milieu de la télophase, laissant brièvement apparaître une structure spirale avant la quiescence.

il n'y a aucune preuve nette d'une dicentrie polaire et le clivage chromosomal n'est pas réalisé.

L'absence de quiescence n'introduisant aucune phase dispersée dans la substance des chromosomes, les éléments de la division II se raccordent morphologiquement à ceux de la division I sans possibilité d'erreur dans l'interprétation des images. On constate alors de toute évidence que les chromosomes-fils de la seconde mitose sont déjà formés à la fin de la précédente. Ces cinèses schizogoniques de *Patellina* représentent le cas extrême dans la précocité du clivage des chromosomes; mais un travail récent de CLEVELAND (1938) met en lumière, chez *Spirotrichonympha polygyra*, des phénomènes analogues. Le filament chromatique enrobé dans chaque chromosome de *S. bispira* et *S. polygyra* se dédouble dès la télophase à l'intérieur de la masse chromosomiale. Alors que chez le premier Flagellé la division des chromosomes se fait normalement à la prophase (fig. 17, pl. IV) et ressemble en cela aux mitoses classiques, chez le second la division chromosomiale est très précoce et se place comme chez *Patellina* à la télophase de la mitose précédente (fig. 15, pl. III).

Il en résulte que la seconde mitose schizogonique de *Patellina* ne montre aucune spiralisation de ses chromosomes à cause de l'absence même de prophase qui semble la seule phase élaborative des structures spiralées. Les chromosomes de cette cinèse, n'ayant subi aucune contraction linéaire, ont d'emblée leur longueur métaphasique établie à l'anaphase précédente.

En résumé, le chromosome prophasique de la première mitose se compose de deux chromatides que l'on pourrait croire massives si la suite de l'évolution ne montrait qu'un tel aspect est dû à l'empâtement d'une spirale contractée. De chaque chromatide dérive un chromosome-fils formé d'une paire d'éléments longitudinaux intimement en contact, tordus l'un autour de l'autre comme les brins d'une corde (relational spiral). Cet ensemble est lui-même enroulé en spirale à tours plus grands (internal spiral), mais dont les spires contiguës jusqu'à l'anaphase, donnent un aspect compact au chromosome-fils. L'anaphase démasque ce double enroulement qui n'a été suivi chez aucun Protiste, mais par contre semble très général dans bon nombre de mitoses et méïoses, tant de Métazoaires que de Métaphytes.

La première mitose a le plus d'importance par sa durée et sa valeur. Elle organise et libère dans l'aire nucléaire tous les éléments chromatiques figurés de la schizogonie. La seconde mitose n'est pas une répétition de la

première, mais la poursuite sans quiescence du processus amorcé. Elle termine rapidement la répartition des chromosomes séparés à la cinèse précédente. Les deux mitoses doivent être considérées dans leur ensemble et leur évolution globale est caractérisée par une accélération des modifications chromosomiques, très en avance sur les modifications nucléaires qui leur sont généralement correspondantes.

5. — ACTIVITÉS NUCLÉAIRES ET CYTOPLASMIQUES PENDANT LA PLASMOTOMIE

Durant toute la période mitotique le cytoplasme a subi cette épuration très générale dont les produits (frustules de diatomées, grains d'excrétion) contribuent à la formation du kyste. Après la pulvérisation des chromosomes en grains chromatiques, les noyaux subissent un gonflement temporaire du caryoplasme, bien observé par MYERS (1935 *a*, p. 371) (à titre d'exemple le diamètre nucléaire passe de 12 à 18 μ). Mais il ne semble pas comme l'affirme MYERS (même page), que la masse chromatique subisse une contraction; les mesures indiquent un diamètre approximativement inchangé. Pendant ce gonflement les endosomes perdent considérablement de leur colorabilité, peut-être au profit du suc nucléaire.

Simultanément il apparaît autour de chaque noyau une mince pellicule d'ectoplasme prise vraisemblablement par MYERS pour un épaississement de la membrane. Puis cet ectoplasme foisonne à un pôle, donnant un bourgeon dont l'extrémité pousse une nappe spirale qui s'enroule autour du noyau à une certaine distance de celui-ci, et refoule devant elle le cytoplasme maternel (fig. 66, pl. V). Sur certaines coupes le noyau semble ainsi flotter au centre d'une grande vacuole (voir aussi MYERS 1935 *a*, p. 12, fig. 17). Par la suite cette cavité initiale, début du proloculum en formation se remplit de cytoplasme embryonnaire. Remarquons qu'ici, malgré une naissance intra-cytoplasmique des jeunes, le rôle plastique et mécanique est, comme chez *Iridia* et *Planorbulina* entièrement dévolu à l'ectoplasme, seul agent constructeur. La suite de l'organisation du test a été très bien vue par MYERS et il n'y a rien à y ajouter.

6. — ÉTAT NUCLÉAIRE DES GAMONTES A LEUR SORTIE

Pendant la construction de l'embryon la membrane nucléaire s'amincit jusqu'à n'être plus qu'un simple « film » de surface. Si les endosomes

rapetissent et pâlisent, la chromatine, elle, augmente notablement de colorabilité. C'est le dernier stade où l'on puisse encore trouver, sur quelques noyaux favorablement coupés, un reste de polarité dans une petite zone pariétale, dernier vestige des pointes chromosomiales.

Aux stades ultérieurs, sub-terminaux, le noyau a repris sa taille normale (12 μ environ). De nouveaux endosomes très colorés s'individualisent au sein et sur les bords de la masse chromatique sans qu'on puisse savoir si leur apparition s'est réalisée « de novo » où s'ils dérivent des endosomes en dégénérescence au stade précédent (fig. 67, pl. V). La structure nucléaire est stabilisée et deviendra celle des gamontes végétatifs.

C. — Résumé

1. Le cycle de *Patellina corrugata* comprend l'alternance régulière de deux générations; les gamontes mononucléés et les schizontes plurinucléés.

2. Les gamètes sont des masses amiboïdes formées en nombre constant (8) par les gamontes associés à deux ou plusieurs (Plastogamie).

3. La schizogonie est commandée par deux mitoses successives, très différentes.

4. La première mitose schizogonique est remarquable par la dissociation précoce des chromosomes et par la division hâtive des centrosomes-fils. Les gros chromosomes-fils métaphasiques se déroulent à l'anaphase en une double spirale de chromatides filiformes.

5. La seconde mitose schizogonique suit la précédente sans phase de repos, les longues anses grêles séparées dès l'anaphase antérieure se répartissent entre les deux noyaux-fils, prenant d'emblée la valeur de chromosomes-fils.

6. L'aire centrosomienne persiste longtemps après les mitoses sous forme d'une petite cupule hyaline sous-membraneuse. Elle subsiste même peut-être pendant toute la vie végétative.

7. Les noyaux des schizontes et des gamontes, en mitose et au repos, se colorent par le Feulgen. La réaction est positive pour les chromosomes ou leurs dérivés, mais négative pour les endosomes, qui correspondent aux seules inclusions visibles dans les gros nuclei d'*Iridia* et de *Planorbulina*.

PARTIE GÉNÉRALE

I. — ECTOPLASME ET ENDOPLASME

Sans vouloir méconnaître l'intérêt présenté par le cytoplasme des Foraminifères, je n'ai pas poussé son étude aussi avant que celle des noyaux. Là n'était pas le but recherché dans ce travail et les quelques indications qui suivent résultent seulement de la comparaison de nombreux individus observés vivants ou fixés, à toutes les étapes du développement.

On peut étendre à tous les Foraminifères, la notion générale en protistologie, d'ectoplasme et d'endoplasme. Mais la présence d'un test percé d'ouvertures entraîne des modifications dans la répartition des deux substances. Il ne faut pas surtout songer à établir une distinction morphologique persistante et transmissible entre l'endoplasme et l'ectoplasme, mais plutôt envisager celui-ci comme une différenciation locale et réversible de la masse cytoplasmique. Ainsi dans les phases préparatoires à la schizogonie et à la gamogonie de la plupart des formes, tout l'ectoplasme s'intègre à l'endoplasme. Au contraire chez *Polystomella crista* où la plasmotomie a lieu en dehors du test, le schizonte sécrète et expulse d'abord une quantité d'ectoplasme (LISTER, in HERON-ALLEN 1930) de beaucoup supérieure à celle qui existe normalement chez les individus végétatifs; l'endoplasme sort ensuite et se mélange en partie au premier.

A. — L'ectoplasme

C'est la partie du cytoplasme en contact avec l'extérieur; elle se concentre près des orifices. Lorsqu'une seule ouverture existe (sa transformation en « bouche » introduit parfois des spécialisations assez poussées : stomostyle de *Rhynchosaccus* et d'*Iridia*, dent de *Miliolina*, goulot de *Lagena*, etc...) l'ectoplasme est condensé en un gros bouchon buccal, c'est le « Mundungsplasma » des auteurs allemands et « l'ectoplame buccal » de PENARD (1907, p. 231). Si les orifices sont multiples (*Planorbolina*, *Peneroplis*, *Polystomella*) l'ectoplasme se disperse, suit la répartition des ouvertures et devient moins visible.

Sur du matériel vivant favorable par sa transparence (*Iridia*, *Van-hoeffenella*) on peut étendre à d'autres régions du corps les formations ectoplasmiques. Sous et sur le test chitinoïde de ces formes, on voit circuler une mince nappe privée des grosses inclusions caractéristiques de l'endoplasme, et raccordée à l'ectoplasme buccal. La première semble correspondre à la couche interne d'AWERINZEW, observée aussi, par M. JEPPE (1926, p. 708) chez *Gromia dujardini*. BÜTSCHLI avait signalé la seconde dès 1880; on la voit particulièrement bien chez *Iridia lucida* (LE CALVEZ 1936 a, p. 116) mais l'observation s'étend aussi facilement à *I. diaphana* et *I. serialis* sorties de leur enveloppe sableuse. On se rend compte de sa présence chez les Foraminifères à test opaque soit en les regardant en lumière frisante, soit en notant le déplacement des petits objets à leur surface. Un feutrage de pseudopodes de densité variable se rattache à cette couche ectoplasmique externe, et, chez *Myxotheca arenilega*, il est probable qu'elle induisit SCHAUDINN en erreur (1893, p. 32). L'auteur ne signale aucune bouche à l'animal et suppose que chaque pseudopode perce la membrane protoplasmique. Cette propriété térébrante des pseudopodes est pour le moins douteuse; on peut s'étonner que FÖYN (1936 b, p. 285 et fig. 10, p. 283) accepte l'hypothèse de SCHAUDINN et affirme qu'une partie des substances d'épuration traverse la membrane avant la gamogonie.

B. — Les pseudopodes

Ils ne représentent qu'une manifestation extérieure de l'activité ectoplasmique. Leur allure, très variable suivant la forme du corps et le calibre des ouvertures, fut bien précisée par RHUMBLER (1911, p. 251 et suivantes) et sembla assez typique dans chaque espèce pour qu'on ait songé à l'utiliser en systématique (DE SAEDELEER 1932-1934). Mais le facies pseudopodial n'est pas immuable dans le temps, et ne peut être envisagé autrement qu'au point de vue du reflet d'un état physiologique temporaire au même titre que le facies endoplasmique ou nucléaire. Il faudrait alors considérer des facies embryonnaires ou adultes, végétatifs ou de reproduction, de réplétion ou de jeûne, etc... Citons par exemple, la modification radicale subie par les pseudopodes du genre *Iridia* en jeûne depuis plusieurs jours à 20° C. Les pseudopodes se fripent, le sarcode quitte le test, prend une forme sphérique et hérisse sa couche ectoplasmique externe de nouveaux pseudopodes en soies raides, non anastomosés et non agglutinants. L'animal ainsi transformé ressemble aux

embryons pélagiques décrits pour deux espèces du genre (LE CALVEZ 1936); embryons chez qui la transformation est normale et fait partie du cycle.

La présence d'un axe plus solide (stéréoplasme) entouré d'une écorce plus fluide (rhéoplasme) siège d'un courant de granules, n'est pas davantage généralisable. Si le rhéoplasme est visible dans certaines espèces supérieures (*Peneroplis*, *Polystomella* et peut-être *Miliolina*) il fait défaut à la plupart des Arénacée, mais on peut le faire apparaître par enrichissement du milieu en potassium.

Il en est de même du pouvoir digestif, très inégalement réparti dans le groupe; en règle presque générale les pseudopodes courts sont plus digestifs que les longs.

En résumé, si le type « granulo-reticulosa » (DE SAEDELEER 1932, p. 618) semble dominant, de nombreux exemples de pseudopodes « filosa » peuvent se rencontrer dans les formes primitives. Toutes les transitions existent soit d'espèce à espèce, soit même au cours du développement d'un individu, et interdisent de ranger les Foraminifères dans un seul groupe pseudopodial.

RÔLE DES PSEUDOPODES. — L'activité pseudopodiale la plus manifeste consiste dans la recherche, la capture de la nourriture et l'expulsion des débris. J'ai déjà signalé (LE CALVEZ 1936 a, p. 117) la sélection apportée par certaines formes dans la capture des proies. Le phénomène semble pouvoir se ramener à des rapports physiques simples « tous les objets entraînés se trouvent « mouillés » et entourés immédiatement d'une couche mince de substance pseudopodiale; au contraire les éléments délaissés par les pseudopodes adhèrent peu ou pas et peuvent même être contournés sans subir aucun déplacement.

Un autre rôle capital est joué par les pseudopodes dans la construction du test. RHUMBLER (1911, p. 300 et suivantes) avait bien compris l'action plastique de l'ectoplasme dans la formation de nouvelles chambres, mais il avait surtout cherché l'explication rationnelle des divers types de loges par une argumentation purement physique : viscosité, frottement, tension superficielle, et avait refusé toute intervention aux pseudopodes. On peut reprocher à ses interprétations si ingénieuses d'être uniquement théoriques; aucune observation ne vient les corroborer.

Il est souvent difficile d'assister à la construction du test; l'opération se réalisant généralement sous un kyste protecteur opaque, entassé par l'animal sur le territoire qu'il s'apprête à utiliser.¹

1. HOFKER (1930 d) observe la formation d'une loge chez une *Miliola*, mais il ne semble pas accorder un rôle constructeur aux pseudopodes.

J'ai montré (LE CALVEZ, 1936 a, p. 118, et chap. I, p. 177) que les deux temps du phénomène (délimitation puis sécrétion du test) se manifestaient dans leurs modalités les plus simples chez *Iridia* sortie de sa coque. On retrouve le même processus chez les Rotalidés (s. lat.) pour toute addition de loge; en voici le détail chez *Discorbina bertheloti*. Périodiquement il apparaît à l'aisselle de la dernière chambre un éventail pseudopodial plus important que de coutume. Puis les pseudopodes se



FIG. XXV. *Discorbina bertheloti*. Construction d'une loge; a, première rétraction des pseudopodes et formation du bourrelet kystique; b, seconde rétraction des pseudopodes et délimitation de la future loge; c, apparition de la membrane et de ses perforations. Sur le vivant ($\times 60$).

raccourcissent ensemble entraînant avec eux de nombreux débris. Ces matériaux sont organisés en bourrelet kystique délimitant le contour approximatif de la future loge (fig. xxv a). Le travail dure plusieurs heures au cours desquelles toute activité se borne à une circulation intense de granules. Une seconde rétraction de plus faible amplitude resserre le faisceau rayonnant dans un espace plus restreint, et ménage sous le bourrelet kystique un croissant de petits éléments pseudopodiaux minces et enchevêtrés (fig. xxv b). La masse principale des pseudopodes acquiert enfin une grande réfringence due à l'épaississement du calibre de ses éléments, elle se cribble peu à peu de puits coniques espacés régulièrement (fig. xxv c), ouverts en surface dans une mince pellicule chitinoïde,

mais le mécanisme de sa sécrétion est difficile à établir. Cette pellicule déjà perforée représente le premier élément du test; vue en lumière polarisée elle s'enrichit rapidement de petits points brillants dont la coalescence constitue le test calcaire véritable. Par la suite les pseudopodes sortent de la nouvelle bouche formée et la loge terminée se remplit d'ectoplasme blanc et homogène, maculé bientôt par les proies captées. Toute l'opération n'a pas demandé huit heures.

Le test adulte peut donc être considéré comme une sécrétion ectoplasmique et même pseudopodiale, jamais l'endoplasme n'intervient directement; il ne fait qu'occuper une loge déjà construite.

Mais cette fonction se manifeste déjà aux plus jeunes stades embryonnaires (*Iridia*, p. 185; *Planorbulina*, p. 224; *Patellina*, p. 261). Chez *Planorbulina* en particulier, où le phénomène est bien visible, en plus de cette fonction sécrétrice l'ectoplasme radié qui coiffe chaque loge incubée joue le rôle d'un véritable placenta, transportant dans l'endoplasme embryonnaire les granules nutritifs de plasma maternel.

C. — L'endoplasme

C'est la partie la plus abondante du cytoplasme; elle s'oppose à l'ectoplasme par sa couleur foncée dues aux enclaves nombreuses, volumineuses et pigmentées.

Sans envisager ici les inclusions au point de vue de leur nature microchimique précise (bien qu'une telle étude soit entièrement à reprendre et donnerait des résultats féconds) je me contenterai de citer les plus importantes, de comparer leur répartition globale dans diverses formes et d'indiquer leur variation au cours du développement.

L'endoplasme des Foraminifères est peut-être celui de tous les Protistes qui contient le plus d'éléments figurés. Certains sont d'origine exogène : particules minérales, proies, stercome, symbiotes, parasites; les autres résultent de l'activité métabolique de l'animal : pigments dissous ou non dans les graisses, produits d'excrétion divers, xanthosomes, microsome, granules basophiles, etc...

Chez les Polythalamés ces diverses inclusions sont inégalement localisées dans certaines parties de l'endoplasme. Les proies ingérées et les résidus se cantonnent dans la ou les dernières loges. Leur lieu de rassemblement constitue le « segment végétatif » de *Planorbulina* (p. 218) dont le rôle paraît surtout alimentaire. Le « segment interne » ou chro-

matinien est dépourvu de ces inclusions mais contient, outre le ou les noyaux, les microsomes, les granules basophiles, les pigments et les gouttelettes graisseuses; son activité peu manifeste pendant la vie végétative apparaît à la reproduction.

Au contraire chez les Monothalamés l'endoplasme est homogène et les diverses enclaves sont réparties uniformément dans tout le sarcode. Plus on se rapproche des espèces primitives, plus l'accumulation détritique prend de l'importance (*Iridia*, *Webbinella*, *Rhynchosaccus*, *Techinitella*, etc... et tous les Arénacés en général). Tous les degrés existent mais le maximum semble atteint par *Bathysiphon filiformis* G. O. Sars, dont l'endoplasme n'est plus représenté que par de petites bribes entre lesquelles s'entassent tous ces débris informes et brunâtres, tant animaux que végétaux, composant la partie non minérale de la vase profonde (LE CALVEZ 1938). L'endoplasme de *Gromia oviformis* (= *dujardini*) partage cette propriété singulière causée certainement par un mode de vie strictement limicole et leur propriété commune de ne jamais expulser aucun produit de rebut.

L'ÉPURATION. — Aux approches de la reproduction l'endoplasme subit des remaniements profonds caractérisés macroscopiquement par un changement de teinte de l'animal, dû à l'élimination massive de nombreux déchets et pigments.

Cette épuration plasmatique est un phénomène très général accompagnant ou précédant les modifications nucléaires, mais ses modalités varient suivant la phase du cycle et l'espèce considérée. En général, l'épuration est très complète dans les gamogonies, le protoplasme de l'animal prend la teinte claire ou entièrement blanche signalée par quelques auteurs (WRIGHT 1861, WINTER 1907, HIRSCH 1912, FÖYN 1936 a).

Le mode d'épuration de *Gromia oviformis* (= *dujardini*) est à signaler parce qu'il ne s'accompagne pas d'expulsion (LWOFF 1925, JEPPE 1926). Les déchets qui n'étaient pas éliminés pendant la vie végétative ne le sont pas plus à l'approche de la reproduction et la séparation entre le plasma pur et les éléments détritiques se fait *in situ*. Le stercome et les xanthosomes se concentrent au milieu du test tandis que le cytoplasme et les noyaux forment sous la membrane une couche vivante tranchant nettement par sa teinte laiteuse. Dans cet ordre d'idée il serait curieux de connaître le mode d'épuration de *Bathysiphon*.

L'épuration précédant la schizogonie est toujours moins poussée et la teinte du plasma ne va jamais jusqu'à la décoloration complète, mais

pâlit simplement : *Peneroplis pertusus* (WINTER 1907), *Saccammina sphaerica* (HIRSCH 1912), *Iridia diaphana I. serialis* (LE CALVEZ 1936 a), *I. lucida*, *Planorbulina mediterraneensis*. Pour cette dernière espèce les remaniements sont très profonds, le cytoplasme dégénère complètement et n'est pas utilisé sous cette forme par les embryons (p. 223).

LES KYSTES. — En annexe à l'activité ectoplasmique et pseudopodiale on peut signaler ici la formation des kystes.

Les kystes constituent un mode de reproduction ou d'agrandissement de la coquille. Ils existent à l'état permanent chez certaines espèces fixées, *Truncatulina lobatula* (BRADY 1884, p. 660 et pl. XCV, fig. 4 et 5), *Discorbina*, sp. (HERON-ALLEN 1915, p. 238), *Planorbulina mediterraneensis* (LE CALVEZ 1934, p. 285). D'autres formes *Patellina corrugata* (MYERS 1935 a, p. 360), *Discorbis bertheloti* (p. 266), de nombreuses Miliolés, établissent un kyste de croissance temporaire assez grossier sur l'emplacement d'une loge à construire.

La protection arénacée d'*Iridia diaphana* et d'*I. serialis* pourrait même être considérée non comme un test mais comme le véritable kyste permanent d'une espèce chitineuse nue. En effet, à l'opposé de tous les tests connus¹ cette coque ne moule pas le sarcode, elle possède un support chitineux propre, différent de la membrane protoplasmique; l'animal peut en être extrait sans dommage et s'en reconstruire une autre.

Les kystes de reproduction semblent les plus fréquents et leur facies est lié au mode de vie de l'animal. Les espèces limicoles en amassent de volumineux, entourant tout l'individu. Ces kystes de boue ont été bien décrits par HOFKER chez *Miliolina circularis*, *Eponides repandus* (1930 a) et *Rotalia beccarii* var. *flevensis* (1930 b).

Au contraire les Foraminifères à nourriture plus raffinée (diatomées, zoospores d'algues, flagellés, amibes...) en construisent de plus délicats, mais plus solides (*Patellina corrugata*, *Discorbis orbicularis*); ils leur donnent généralement la forme d'un anneau marginal, soulevant parfois le test du support (p. 246).

Les kystes sont édifiés par les pseudopodes au même titre que le test et se composent de matériaux extérieurs : grains de sable, spicules; algues filamenteuses, débris végétaux ou animaux. Dans les kystes de repro-

1. Le test apparaît, en effet, chez les autres Foraminifères comme un enrichissement de la membrane protoplasmique soit uniquement par sécrétion (formes à test calcaire), soit par agglutination d'éléments étrangers (formes arénacées) enrobés dans une sécrétion calcaire, chitineuse (Arénacés tubulaires, trochoïdes ou textiliaires; Miliolidés primitifs) ou même siliceuse (Silicinéés).

duction il s'y ajoute des éléments expulsés par le Foraminifère pendant l'épuration : frustules vides, stercome, xanthosomes, communiquant une couleur jaune ou brune à l'ensemble. Tous ces corps, lâchement agglutinés par une sécrétion chitinoïde analogue à la basale du test constituent une véritable chambre supplémentaire liée à la protection des éléments reproducteurs (embryons ou gamètes) avant leur libération.

II. — LES NOYAUX VÉGÉTATIFS

A. — Présence et nombre

Tout Foraminifère végétatif normal est pourvu d'au moins un noyau. L'état anucléé se rencontre exceptionnellement, mais il a toujours son origine dans une cause pathologique ayant entraîné la destruction ou l'élimination du noyau.

L'état mononucléé est le plus fréquent et probablement le plus primitif. Tous les Foraminifères inférieurs sont mononucléés pendant leur vie végétative, que ce soit des gamontes ou des schizontes, et cette constatation n'avait pas échappé à RHUMBLER dès 1894. Il semble en être de même pour les Foraminifères pélagiques et à ce propos, je dois signaler une erreur probable dans l'interprétation d'une *Globigerina* figurée par DOFLEIN et REICHENOW (1928-29, p. 784, fig. 740). A côté d'un gros noyau situé dans la huitième loge, d'autres organisations chromatiques, dispersées dans le cytoplasme sont considérées comme noyaux secondaires reproducteurs. Il est presque certain qu'il s'agit là de nombreuses xanthelles qui truffent les Globigérines (fig. 97, pl. VII). L'accumulation de ces soi-disant noyaux dans la dernière loge de l'animal ne fait que renforcer cette opinion pour qui a vu des Foraminifères pélagiques. RHUMBLER (1911, p. 288) reconnaît lui aussi n'avoir jamais observé de Globigérines à plusieurs noyaux.

Chez les Foraminifères supérieurs, l'état mononucléé serait plutôt l'apanage des gamontes. Mais cette règle souffre de nombreuses exceptions, particulièrement dans certaines familles (Rotalidés s. lat. par exemple) où les schizontes de quelques petites espèces sont mononucléés et rejoignent par là les Foraminifères primitifs.

Par contre l'état plurinucléé caractérise toujours un schizonte; il résulte d'une multiplication nucléaire dont la précocité, la durée, et le rythme varient suivant les groupes et même entre espèces voisines. Chez

les Monothalames inférieurs (*Iridia*, *Myxotheca*, etc...) le stade plurinucléé, toujours très court, se place à la fin de la vie du schizonte et précède de peu la division du cytoplasme. Au contraire, les schizontes des formes supérieures à gamètes flagellés (*Planorbulina*, *Polystomella*, *Peneroplis*, etc...) présentent une division nucléaire très précoce qui se continue pendant toute la période végétative. Enfin chez les formes supérieures à gamètes amiboïdes (cycle plastogamique : *Patellina*) plusieurs noyaux existant dès l'individualisation du jeune schizonte peuvent parfois se fragmenter passivement (p. 248); ils restent au repos pendant toute la période végétative et subissent un nombre déterminé de mitoses (deux) juste avant la plasmotomie.

B. — Forme extérieure et taille

Comme l'indique RHUMBLER (1911, p. 264) le modelé général des noyaux est très variable. Typiquement sphérique chez l'embryon, les déformations sont dues aux influences externes du cytoplasme ou de la paroi cellulaire, combinées à la tension superficielle du noyau et à l'élasticité de la membrane nucléaire. Les images ne sont donc pas immuables et varient beaucoup suivant l'âge et l'espèce. Le noyau végétatif d'*Iridia*, très turgescent entouré d'une membrane épaisse et élastique n'est aucunement déformé par la cyclose et représente un sphéroïde parfait. C'est le cas de tous les Monothalames arénacés ou chitineux. Par contre le noyau du gamonte de *Planorbulina*, sphérique chez l'embryon se déforme progressivement sous l'influence des courants à mesure que sa tension superficielle se rapproche de celle du cytoplasme au cours de l'évolution. Les déformations atteignent leur maximum chez les Polythalames à foramens étroits lorsqu'un noyau assez gros franchit des orifices rapprochés; la masse nucléaire prend alors une forme boudinée, étranglée et s'étire dans plusieurs loges à la fois (voir RHUMBLER, 1911, fig. LXXV et LXXVI) ressemblant parfois au macronucleus de certains Acinétiens (COLLIN, 1912, p. 65) Mais il faut reconnaître, sans chercher aucun finalisme que les noyaux les plus turgescents appartiennent aux Monothalames, et les plus plastiques aux Polythalames à foramens nombreux et étroits.

Comme on peut s'y attendre le volume nucléaire est en relation directe avec la quantité de cytoplasme et croît dans le même sens pendant toute la période végétative. A ce sujet, LISTER (1895, p. 423) donne un graphique représentant la croissance du noyau de *Polystomella* comparée à l'aug-

mentation du nombre des loges. Il faut remarquer qu'à volume cytoplasmique égal, les gamontes du type *Iridia* (*Myxotheca*, *Saccamina*, *Webbinella*, etc...) ont toujours des noyaux bien plus gros que les gamontes Polythalamés du type *Planorbulina* (*Peneroplis*, *Polystomella*, *Discorbis*). Le fait n'a pas échappé à RHUMBLER (1911, p. 267-268); voulant une explication équilibrée il suppose que le chromidium extranucléaire dans le premier cas, est intranucléaire dans le second.

Remarquons d'abord qu'un chromidium contenu dans le noyau n'aurait plus guère de signification, ce serait tout simplement de la chromatine nucléaire. Malgré cela l'interprétation de RHUMBLER, déformée par les idées chromidiales, repose sur une observation exacte : les noyaux du type *Iridia* passent toute leur vie végétative sans rien abandonner au protoplasme, tandis que ceux du type *Planorbulina* subissent une désintégration précoce et persistante accompagnant toute la croissance.

J'ai rencontré les plus gros noyaux chez *Bathysiphon filiformis*, espèce aberrante à plus d'un titre. Les grands individus mesurent souvent 50 mm. de long et possèdent toujours plusieurs masses nucléaires échelonnées le long du tube. Chez quelques-uns ces noyaux étaient visibles à l'œil nu après dissection du test et atteignaient jusqu'à 0,6 mm. (600 μ) de diamètre (LE CALVEZ 1938, p. 86).

C. — Structure

Les noyaux végétatifs des Foraminifères révèlent toujours une structure simple et appartiennent à la catégorie des noyaux massifs de GRÜBER (1884), opposée à celle du type vésiculaire c'est-à-dire à corps chromatique central isolé au sein du caryoplasme. Mais les composants de l'image nucléaire peuvent subir des variations importantes au cours du développement; de même le sort d'un élément présent chez tous les noyaux peut différer foncièrement suivant les diverses espèces. Il conviendra donc d'envisager successivement dans l'aspect au repos : la membrane, le caryoplasme et les inclusions (plastine, chromatine), sous l'aspect le plus durable qu'ils présentent pendant la vie végétative; sans vouloir en tirer aucune conclusion morphogénétique. Dans la quasi totalité des cas où la chromatine ne peut se distinguer optiquement du caryoplasme, il devra être procédé par analogie pour discuter de la valeur des nucléoles (plastine) comme réservoir chromatinien possible, sans perdre de vue le sort de ces éléments. Enfin, la notion de « richesse » ou de « pauvreté »

en chromatine d'un noyau considéré ne pourra jamais être établie à partir de stades végétatifs, mais d'après l'observation des figures de mitoses.

1. — LA MEMBRANE. — Si les plus anciens auteurs (HERTWIG, SCHULZE, BÜTSCHLI) s'accordaient déjà sur l'existence d'une membrane définie autour du noyau des gamontes, chez quelques schizontes par contre, elle est beaucoup moins bien développée et il semble même que ce ne soit qu'un simple « film » de surface. C'est le cas de *Polystomella* (LISTER (1895) et de *Peneroplis* (WINTER 1907) vers la fin de leur vie végétative, mais la membrane réapparaît autour de ces mêmes noyaux au stade suivant dans les embryons ; on peut donc supposer que ce n'est pas une formation stable et que sa structure varie avec celle du cytoplasme et du contenu nucléaire. Les noyaux des types *Iridia* et *Planorbulina*, foncièrement différents par la taille et l'évolution, le sont aussi par la membrane. Les premiers possèdent une membrane très épaisse, parfois double, presque une cuticule (voir p. 180) tandis que les seconds ne sont limités que par une mince pellicule facilement déformable, circonstances facilitant l'épuration nucléaire dans le second cas et l'interdisant dans le premier. Vers la fin de la vie des gamontes la membrane disparaît et se dissout à la fois dans le cytoplasme et dans le noyau ; c'est un signe certain de l'approche de la gamogonie.

Il faut signaler la structure particulière de la membrane nucléaire des gros noyaux de *Bathysiphon filiformis* (LE CALVEZ 1938, fig. II). La tranche coupée de cette membrane très mince présente une succession de petites zones alternativement sombres et claires, et semble poreuse. Par transparence, sa faible chromaticité ne permet pas d'être affirmatif, mais une telle structure poreuse faciliterait grandement les échanges entre ces noyaux géants et le cytoplasme.

La membrane se colore assez souvent par l'hématoxyline ferrique, mais elle fixe plus facilement les colorants acides ; chez certaines espèces comme *Iridia*, *Webbinella*, *Technitella legumen* elle acquiert la consistance de cuticule et prend les caractères chromatiques de cette dernière.

2. — LE CARYOPLASME. — C'est lui qui tient en suspension tous les éléments figurés du noyau. Sa consistance paraît homogène, bien qu'après fixation il puisse prendre un aspect granuleux et alvéolaire ; son acidophilie est toujours plus forte que celle du cytoplasme. Chez certains noyaux à petits granules, comme ceux du type B de *Bathysiphon filiformis* les endosomes n'occupent pas le point nodal des alvéoles, mais se trouvent

au centre; je pense cependant qu'il s'agit là aussi de figures de coagulation et qu'on ne peut y voir une structure objective (LE CALVEZ 1938). Dans d'autres espèces adultes (gamontes de *Polystomella*) et chez beaucoup de jeunes embryons, le caryoplasme très fortement acidophile donne l'impression d'une masse caséuse prise en bloc sous l'influence du fixateur. Il s'agit sans doute là d'un suc nucléaire très épais, intensément coagulable.

Enfin quelques formes montrent une différenciation concentrique du caryoplasme. Sous la membrane, une zone très compacte d'épaisseur variable contient les endosomes. C'est le cas de *Myxotheca* décrit par SCHAUDINN (1893) et FÖYN (1936 b). Cette couche corticale est quelquefois radiée comme chez *Webbinella* (LE CALVEZ 1935 a, pp. 88-90) ou *Dactylosaccus vermiformis* Rhum. (RHUMBLER 1984, 1911) et s'oppose dans tous les cas à la zone centrale, plus claire, de structure alvéolaire ou réticulée, contenant quelques éléments filamenteux (*Myxotheca*, *Webbinella*) ou sphériques (*Dactylosaccus*) qui représentent peut-être la chromatine, bien que le Feulgen ne les colore pas (fig. 68, pl. VI). Près de ces types, on peut placer le noyau de *Rhynchosaccus immigrans* (LE CALVEZ 1935 a, pp. 80-81) dont une petite aire centrale, claire, privée des endosomes périphériques contient 1,4 ou 8 granulations dont la signification se rapporte probablement à la division nucléaire.

3. — LES ENDOSOMES. — Sous ce nom, HOFKER désigne les nucléoles très nombreux, seules enclaves rencontrées dans le noyau de la plupart des Foraminifères et visibles sur le vivant par leur grande réfringence et leur viscosité plus forte. Leur coagulation sous l'action des fixateurs se réduit à une prise en masse vitreuse accompagnée de contraction importante.

WINTER (1907, p. 86) et surtout RHUMBLER (1911, p. 268 et suiv.), ne pouvant déceler aucune chromatine libre dans le noyau la crurent combinée à la plastine de ces éléments dont ils firent des sortes de nucléoles nucléiniens; c'est « l'amphisubstance » de ce dernier auteur. Leurs affinités tinctoriales ne constituent pas un critérium suffisant pour trancher la question; si certains prennent facilement les colorants nucléaires (hématoxyline, safranine) et montrent simultanément une grande affinité pour les colorants acides, aucun ne se colore par les réactions spécifiques de la chromatine. L'étude nucléaire des espèces plastogamiques (*Patellina*, *Spirillina*) nous aidera à abandonner les conceptions de RHUMBLER; à côté d'endosomes identiques à ceux des autres Foraminifères, par leur structure massive et leur colorabilité, la chromatine est visible dans ces

noyaux sous la forme d'éléments dispersés dans le caryoplasme. Il n'y a donc aucune raison pour accorder une nature différente à des corps de même position et de même réaction microchimique. L'étude des mitoses nous amènera à cette même conclusion que les endosomes ne contiennent pas de chromatine.

Les endosomes sont constants dans tous les noyaux, mais ils se modifient au cours du cycle, ce qui laisse supposer une variation dans leur constitution. Sur le vivant leur aspect morphologique au sein du caryoplasme semble dominé par les valeurs relatives de viscosité et de tension superficielle entre celui-ci et leur propre substance. En coupes, certains sont sphériques, c'est le type nucléaire « suspensoïde » de RHUMBLER (1911, p. 269) rencontré chez la plupart des Monothalamés inférieurs (*Bathysiphon*, *Rhabdammina*, *Technitella*, *Pelosina*, *Saccaminna*, *Hippocreppinella*, *Rhynchosaccus*, *Iridia*, *Myxotheca*, *Webbinella*,...) et chez les Lagénidés (*Dentalina*, *Nodosaria*). La substance en est si dense et durcit tellement sur le matériel fixé, que le rasoir les arrache parfois au lieu de les entamer. Leur taille varie dans un même noyau et croît régulièrement du centre à la périphérie (fig. II); les plus externes sont souvent déprimés et accolés à la membrane (fig. 95, pl. VII). Le nombre de ces endosomes augmente avec la croissance du noyau. Chez certaines espèces, *Bathysiphon humilis* (LE CALVEZ, 1935 a, p. 86) ils paraissent se multiplier par bourgeonnement, mais dans la plupart des cas (*Iridia*, *Webbinella*, *Bathysiphon filiformis*, jeunes Rotalidés) la division se réalise par étirement en haltères.

D'autres endosomes, plus gros, semblent caractériser les noyaux des Polythalamés supérieurs (*Milioles* s. lat., *Nubecularia*, *Polystomella*, *Peneroplis*, *Rotalia*, *Eponides*, *Cibicides*, *Discorbina*, *Planorbulina*). Leur forme variable, dépendant de leur relation mutuelle et des déformations nucléolaires, est l'indice d'une consistance nucléolaire plus fluide. C'est le type nucléaire « émulsoïde » de RHUMBLER (1911, p. 273). Certains d'entre eux sont très finement spongieux et à structure alvéolaire (fig. 45, pl. IV) d'autres creusés de cavernes de forme diverse.

A ces types suspensoïdes et émulsoïdes, RHUMBLER croit bon d'ajouter le type « alvéolide » caractérisé selon lui (1911, p. 275) par le mélange des substances nucléolaires et caryoplasmiques. Cette troisième catégorie est surtout motivée par la structure nucléaire particulière d'*Hastigerina pelagica*. Je l'ai retrouvée identique chez les deux autres Foraminifères pélagiques : *Globigerina* sp. et *Orbulina universa*. La substance nucléolaire

de ces trois formes composée de granules irréguliers, se présente avec un arrangement typique excessivement différent de celui de toutes les espèces benthiques : elle est entièrement rassemblée dans une moitié du noyau et nettement séparée de l'autre hémisphère rempli d'un coagulum caryoplasmique peu dense et faiblement chromatique (fig. 69, pl. VI et 97, pl. VII). Je ne pense pas que cette répartition hétérogène soit un artefact dû à la fixation ; son existence constante, malgré la variété des fixateurs employés, doit plutôt la faire considérer comme un aspect normal dont la raison d'être échappe.

La structure est si semblable chez *Orbulina* et *Globigerina* qu'elle ne permet sur coupes aucune distinction de genre et d'espèce. Cette parenté nucléaire doublée d'une parenté cytoplasmique et symbiotique ne s'étend pas à *Hastigerina*, autre Foraminifère pélagique dont les granules nucléolaires peu colorables sont répartis en larges traînées dans le caryoplasme dense d'un gros noyau amiboïde.

4. — LA CHROMATINE. — En exceptant le petit groupe des Rotalidés plastogamiques on peut affirmer que la chromatine est l'élément du noyau végétatif dont la présence se met le plus difficilement en évidence. Ainsi qu'on l'a constaté pour *Iridia* et *Planorbulina*, il est malaisé, sinon impossible, de la déceler aussi bien chez les schizontes que chez les gamontes. Toutes les techniques cytologiques actuelles s'avèrent négatives et cet insuccès s'étend sans exception aux nombreux Foraminifères à gamètes flagellés que j'ai pu récolter. Les méthodes les plus spécifiques combinées aux meilleurs fixateurs, concordent entièrement et ne démasquent jamais aucun élément, si petit soit-il, qui se distingue optiquement du caryoplasme et puisse être physico-chimiquement considéré comme de la chromatine. Dans les noyaux à chromatine figurée et visible (*Patellina* par exemple (fig. 96, pl. VII), celle-ci est dispersée à l'extérieur des nucléoles ; on pourrait alors penser qu'elle est à l'intérieur chez les noyaux où on ne la voit pas (*Iridia* par exemple). Mais les endosomes des deux types nucléaires précités ont exactement la même chromaticité ; il n'y a donc aucune raison de supposer que les seconds contiendraient de la chromatine à l'exclusion des premiers.

Il reste à rechercher la chromatine dans le caryoplasme. Tout au plus celui-ci prend-il une teinte légèrement bleuâtre avec le Mann, quelquefois rose très pâle avec le Feulgen, qui puissent être de vagues indices ; la chromatine existerait-elle dans ces noyaux en quantité infime, sous une forme dispersée ? Si nous abandonnons ce point de

vue strictement physico-chimique et tinctorial pour vouloir caractériser comme chromatine tous les éléments de la structure nucléaire dont on peut suivre et prouver la transformation en chromosomes, nous retombons dans la même impossibilité.

A certains moments de la reproduction, les chromosomes se forment bien, mais le passage des formes végétatives aux formes reproductrices est si rapide ou si obscur que je dois avouer n'avoir pu sérier complètement le phénomène. Finalement on doit faire appel aux chromosomes eux-mêmes (lorsqu'ils sont visibles) pour préciser l'existence et la localisation de la chromatine dans ces noyaux végétatifs.

Par contre, chez quelques formes plastogamiques étudiées jusqu'ici, point n'est besoin d'aller chercher les preuves aussi loin et aucun doute ne subsiste ni dans les noyaux végétatifs, grâce à l'abondance de la chromatine, ni aux stades préparatoires des mitoses grâce à l'évidence des transformations (pl. VII). Ce petit groupe s'oppose donc (actuellement¹) d'une manière fondamentale à tous les autres Foraminifères par la nature de ses noyaux et son mode de reproduction.

III. — LES DIVISIONS NUCLÉAIRES

Tous les modes sont représentés depuis l'amitose la plus primitive jusqu'aux mitoses les plus précises. Un polymorphisme aussi vaste manque déjà d'unité et trop peu de cas sont encore connus pour qu'on puisse envisager la division nucléaire de ce grand groupe sous la forme d'un système cohérent. Les descriptions détaillées qui accompagnent dans la première partie de ce travail l'observation des modifications nucléaires des espèces étudiées, éviteront de reprendre ici chaque sorte de division. En partant du type mitotique le plus parfait, nous nous contenterons donc d'énumérer les autres dans leur ordre de dégradation.

A. — Les mitoses typiques

De telles cinèses nous sont fournies par les divisions nucléaires de *Patellina corrugata*, les premières divisions gamogoniques d'*Iridia lucida*; on peut y ajouter les mitoses de *Myxotheca* décrites par FÖYN (1935 b), analogues à celles d'*Iridia*.

1. Il est possible que l'on trouve des intermédiaires parmi les nombreuses petites formes dont l'étude reste à faire. Ces espèces minuscules semblent montrer de grandes variabilités dans le mode de développement.

Toutes sont caractérisées à des degrés divers par : 1° L'origine intranucléaire des centrosomes et la persistance de la membrane pendant la division. — 2° La naissance latérale du fuseau et l'arrangement en V des chromosomes d'un seul côté de l'axe fusorial pendant les premières phases de la division. — 3° Le volume des chromosomes très supérieur à celui du fuseau. — 4° La position équatoriale d'une faible portion chromosomiale avant l'anaphase. — 5° La séparation prophasique précoce des deux chromatides à l'époque où les chromosomes occupent encore tout l'espace nucléaire sous la forme d'un peloton.

L'exception à ce dernier caractère est chez *Iridia* (fig. 26, 27, pl. III) plus apparente que réelle, et semble due à la petitesse des éléments et à l'empâtement des chromosomes pro-métaphasiques exagéré par la fixation.

On est frappé de l'analogie évidente de cette évolution chromosomienne avec celle désignée par CHATTON sous le nom de *Dinomitose*, et qui, non seulement caractérise les divisions nucléaires des Péridiniens libres ou parasites, mais se retrouve encore dans la sporogénèse des Radiolaires, dans celle de leurs commensaux et de quelques-uns de leurs parasites, et dans certaines divisions sporogoniques de Coccidies : *Aggregata* (BĚLAŘ 1926, p. 85). La seule différence reste dans la position du fuseau qui ici naît et demeure intranucléaire.

Un autre trait commun aux mitoses citées réside dans une apparence de division transversale des chromosomes. Un bel exemple en est fourni par la seconde mitose schizogonique de *Patellina*. Le paquet équatorial de chromosomes métaphasiques ne laisse distinguer aucune limite chromosomiale et la division (fig. 62, pl. V) ressemblerait tout à fait à la scission transversale de chromosomes rubanés, si le début de cette mitose et la fin de la précédente ne nous indiquaient une division longitudinale précoce. L'erreur est encore plus facile sur les figures de divisions très petites (fig. 27, pl. III et fig. 49, pl. IV); les chromosomes se trouvent si empâtés qu'ils ne peuvent être suivis isolément, et leur interprétation serait difficile sans les grandes mitoses de *Patellina* et *Iridia*.

B. — Les mitoses atypiques

Il s'agit de la division nucléaire schizogonique d'*Iridia lucida* (fig. 2-5, pl. II). Devant l'absence de chromosomes bien définis il semble difficile à première vue de la comparer aux précédentes; d'autant plus que dans tout le groupe, aucun type voisin n'est jusqu'à présent signalé.

La présence de centrosomes est indiscutable, mais la rareté des stades de division ne m'a pas permis de les observer avant celui de la figure 2 (métaphase ou anaphase). Comme dans les mitoses précédentes les centrosomes semblent entièrement d'origine intranucléaire : au stade signalé on les trouve sous la membrane, alors que celle-ci existe encore indubitablement ; une contraction due à la fixation a même décollé le noyau du cytoplasme dans ces deux régions polaires. Chaque centrosome y est diffus, mais représenté par un amas plus basophile, homogène, dégradé insensiblement dans le fuseau.

La fibrillation du fuseau est assez hésitante et là plus qu'ailleurs, il faut interpréter prudemment la nature des éléments figurés. Les arborisations fusoriales moussues et rameuses représentent-elles un fuseau véritable ou des chromosomes grêles, comme ceux de nombreux ovocytes pendant le grand accroissement et les « microchromosomes » des Opalines (METCALF 1914). Ne sont-elles pas plutôt l'image de précipitation d'un caryoplasme polarisé ; l'observation du stade suivant (fig. 3, pl. II) permettrait aussi bien de soutenir cette hypothèse.

Un seul constituant est bien visible : les endosomes, et en ce qui les concerne on peut affirmer qu'ils ne sont aucunement modifiés par la mitose. Ils se répartissent de part et d'autre de l'équateur, s'allongent un peu aux phases terminales et reprennent de suite leur position après la scission.

En cherchant parmi les autres Protistes, des descriptions se rapprochant un peu de celles-ci, on ne trouve que certaines figures de ENRIQUES (1921) relatives à la division du noyau des Collides. Après la réfutation justifiée de BĚLAŘ (1926, p. 332) des interprétations d'ENRIQUES on peut de même penser que l'absence de chromaticité de ces mitoses schizogoniques d'*Iridia* est due aussi à la fragilité des chromosomes et à leur vacuolisation au cours de la diffusion lente du fixateur à travers le cytoplasme et la membrane nucléaire (comparer avec les figures 98 *d* et 99 *d* de BĚLAŘ). Certains stades de trophocytes de *Blastodinium Pruvoti* (CHATTON 1920, pl. XI) y ressembleraient aussi par l'achromaticité des images, mais les chromosomes y sont manifestement plus visibles.

Cette parenté de la mitose schizogonique d'*Iridia* avec la division nucléaire des Collides et celle des trophocytes de Périidiniens parasites, n'est pas purement accidentelle, puisqu'elle est la réplique exacte de l'analogie des mitoses gamogoniques ou sporogoniques finales de ces trois groupes. Il est donc plausible de supposer que chez *Iridia* la prophase

schizogonique (qui nous manque) a les mêmes caractères que la prophase gamogonique, et ce type de mitose se rapprocherait des précédentes.

C. — Les mitoses douteuses.

On peut ranger sous ce titre les divisions schizogoniques de *Planorbulina mediterraneensis* (fig. 37, 38, pl. IV) et y joindre les figures données par RHUMBLER (1911, p. 279) à propos de noyaux multiples d'un individu mégalosphérique de *Truncatulina lobatula* W. et J. Ces modes de division, trop fréquents pour qu'on les attribue au hasard, sont si dégradés qu'ils se rattachent difficilement à un type connu.

Aucun centrosome précis ou diffus n'étant visible on peut en suspecter la présence dans les amas polaires et faire de ceux-ci des sortes de « caryo-centrosomes » comme c'est le cas chez les Amibes *limax*. La division serait alors une promitose au sens de CHATTON (1910 b). Cette seule analogie possible s'accorderait difficilement avec l'aspect du noyau des embryons mégalosphériques destinés à devenir des schizontes, les nucléoles nombreux y sont tous semblables et faudrait-il alors supposer à l'un d'eux une prévalence spéciale en qualité de nucléo-centrosome ? Par contre elle cadre fort bien avec le noyau quiescent des jeunes formes microsphériques (fig. XIV et fig. 36, pl. IV). Ce sont des protocaryons typiques dont plusieurs figures de division (fig. 36 loge IX) seraient ainsi des promitoses si l'on pouvait localiser la chromatine dans les caryosomes. Malheureusement les images obtenues avec le nucléal d'une part et les colorants basiques de l'autre sont complémentaires dans les noyaux au repos comme dans les noyaux en division ; et si l'on accordait quelque valeur au bleu de méthyle-éosine de Mann¹ il faudrait voir la chromatine diffuse dans le caryoplasme périphérique bleuâtre.

D. — L'amitose

Je ne l'ai guère rencontrée dans les espèces étudiées, mais elle est trop bien connue chez les schizontes depuis les recherches de LISTER (1894-95) sur *Polystomella* et de WINTER (1907) sur *Peneroplis*, pour ne pas la citer parmi les modes de division nucléaire des Foraminifères. Dans ces deux

1. En effet, R. COLLIN (1923, 1924) a montré que la coloration rouge ou bleue que prend un colloïde sous l'action du mélange de Mann dépend de la dispersion moléculaire de ce colloïde, et non de la basophilie ou de l'oxyphilie spécifique des substances envisagées.

formes possédant des foramens étroits et nombreux, le morcellement du noyau semble purement passif et dû à l'action combinée des courants et des pertuis rétrécis entre les loges sur une substance nucléaire très fluide. Il se peut que le même phénomène se produise accidentellement sur des noyaux en repos au cours de l'évolution d'autres espèces (*Patellina*, *Spirillina* p. 248) dont le mode de division est ordinairement mitotique. Cette possibilité amènerait alors à douter de la persistance quiescente du centrosome dans de tels noyaux où celui-ci se manifeste pourtant aux mitoses.

IV. — PROCESSUS GÉNÉRAUX DE LA REPRODUCTION

Deux modalités évolutives dominent la reproduction des Foraminifères : l'une asexuée, la *schizogonie*, est constante ; l'autre sexuée, la *gamogonie*, moins obligatoire chez certaines espèces, peut parfois faire complètement défaut. Elles s'intercalent entre deux périodes végétatives de durée plus ou moins longue, et le déclenchement des activités reproductrices s'accompagne d'un processus général bien visible sur le vivant : l'épuration, doublée souvent d'enkystement. L'une et l'autre se terminent par la sortie d'éléments néoformés (embryons ou gamètes) et l'abandon du test maternel vide.

Il faut donc séparer de ces processus bien définis, la reproduction par fragmentation de certaines formes radiées (*Astrorhiza*, RHUMBLER 1905, p. 98) tubulaires (*Rhabdammina*, *Bathysiphon*, etc...) ou discoïdes (*Orbitolites* (= *Discospirina*) *tenuissima*, CARPENTER 1883, p. 19, pl. I, fig. 7). En raison de leur grande fragilité les coquilles de ces espèces peuvent se morceler accidentellement ou spontanément. Chaque fragment porteur d'une partie de test maternel régénère et prend d'emblée la forme adulte sans suivre les stades successifs du développement. Cette sorte de « bouturage » est possible si chaque élément possède un noyau. Mais j'ai observé que les grands individus de *Bathysiphon filiformis* (LE CALVEZ 1938) et de *Discospirina tenuissima* étaient toujours plurinucléés ; le morcellement du test doublerait sans doute la schizogonie dans ces espèces.

A. — La schizogonie

Cette phase du cycle (« Agamogonie » de WINTER 1907) correspond à la formation d'embryons (« Agamètes », WINTER) à partir d'un schizonte

plurinuécléé (« Agamonte », WINTER) que celui-ci soit micro ou mégalo-sphérique. SCHAUDINN en 1894 a distingué trois modes :

1° La division du cytoplasme maternel et la construction du test des embryons ont lieu dans la coquille du parent. — 2° La division du cytoplasme a lieu dans le test maternel et la construction du test des embryons à l'extérieur. — 3° Le cytoplasme maternel sort en masse, sa division et la formation du test des embryons ont lieu à l'extérieur.

SCHAUDINN envisage seulement la schizogonie dans sa phase terminale, d'un point de vue strictement morphologique. Les trois cas restent toujours vrais (bien que le second s'applique à *Calcituba polymorpha* qui ne semble pas être un Foraminifère véritable), mais les distinctions sont plus apparentes que réelles et ne correspondent à aucune coupure systématique, puisqu'on trouve parfois les deux types extrêmes chez la même espèce (*Discorbina globularis*). La comparaison des processus cytologiques permet au contraire d'établir des identités ou des différences d'un autre ordre, bien plus fécondes pour la compréhension du groupe.

La reproduction asexuée peut se décomposer en trois étapes anatomiquement et biologiquement distinctes. Dans la première, la multiplication régulière des noyaux, leur évolution synchrone et l'épuration du cytoplasme sont les reflets d'une activité d'ensemble du plasmode plurinuécléé. Au cours de la seconde la transformation rapide des noyaux (chute brusque de la taille, remaniement nucléolaire) l'absence de cyclose et la dégénérescence cytoplasmique indiquent une crise métabolique intense¹. Cette période critique prépare la phase finale au cours de laquelle chaque petit noyau devient le centre d'activité et d'organisation progressive d'un secteur cytoplasmique indépendant aboutissant à l'embryon.

1. — PÉRIODE DE MULTIPLICATION NUCLÉAIRE

C'est ici que les différences fondamentales apparaissent le mieux entre les espèces de Foraminifères ; elles portent sur le *mode*, l'*époque* et le *nombre* des divisions nucléaires. Des différences d'un ordre identique se retrouvent dans la gamogonie, et la comparaison des deux phases permet d'établir de grandes coupures naturelles cadrant avec la systématique et la phylogénie. La reproduction asexuée des espèces étudiées dans la

(1) En élevage, des changements minimes du milieu normal sont inactifs sur la vie végétative mais bloquent l'évolution à ce stade de la schizogonie ou conduisent à des monstruosité (premiers succès de LISTER 1903, p. 70).

première partie de ce travail illustre déjà fort bien ces divergences ; on peut les résumer ici :

Premier type : *Iridia lucida* et espèces primitives.

La schizogonie des espèces inférieures (*Iridia lucida*, *I. diaphana*, *I. serialis*, *Webbinella hemisphaerica*) se caractérise par l'existence d'un schizonte mononucléé à noyau volumineux ; les divisions sont du type *dinomitotique* assez altéré et se produisent à intervalles rapprochés à la fin de la période végétative. Les noyaux formés passent tels quels dans les embryons. Ces caractères (tout au moins le premier) se retrouvent chez tous les autres Foraminifères inférieurs dont on connaît une partie de la reproduction asexuée : *Myxotheca arenilega* (SCHAUDINN 1893), *Saccamina sphaerica* (RHUMBLER 1894, LÜCKE 1910, HIRSCH 1912) *Vanhoeffella gaussi* (RHUMBLER 1911).

Second type : *Planorbulina mediterraneensis* et espèces supérieures.

Tout autre est l'évolution nucléaire schizogonique des Foraminifères supérieurs : *Planorbulina mediterraneensis*, *Polystomella crispa* (LISTER 1894-95, 1903 ; SCHAUDINN 1894-95, 1903) *Peneroplis pertusus* (RHUMBLER 1907) *Orbitolites complanatus* (LISTER 1895, 1903) *Discospirina tenuissima*, *Nubecularia lucifuga*, plurinucléées pendant toute leur existence. Le noyau (unique à l'origine, que le schizonte soit de forme A1 ou B) entre en activité dès la jeunesse et les divisions se poursuivent pendant toute la période végétative soit par amitose, soit par bourgeonnement, soit par promitose. Chaque noyau formé subit chez le schizonte adulte une croissance notable accompagnée de remaniements nucléolaires importants. Puis, à la fin de la vie du parent une diminution brusque de taille et une transformation interne modifient à nouveau la structure nucléaire.

Ce dernier phénomène mérite de retenir l'attention, car il représente une véritable épuration des noyaux. C'est aussi le plus mal décrit de toute la littérature consacrée à la schizogonie, et les travaux classiques de SCHAUDINN (*Polystomella*) WINTER (*Peneroplis*) ont grandement contribué à l'établissement d'une notion fautive qu'il convient maintenant d'abandonner intégralement¹. En effet, ces auteurs s'accordent pour admettre en fin d'évolution du schizonte une pulvérisation de la substance nucléaire² passant sous cette forme dans l'embryon. Là, un double regroupement séparerait la chromatine trophique (un petit nucleus sphérique) de la

1. Tout au moins pour *Polystomella*, car les schizontes de *Peneroplis* m'ont fait défaut.

2. LISTER (1903, p. 66) est moins affirmatif.

chromatine génératrice (une masse irrégulière de chromidium). Il n'y a jamais de phase nucléaire dispersée au cours du développement. Dès la première indication de schizogonie (halo pseudopodial) l'ectoplasme s'accumule dans les dernières loges et les noyaux irréguliers et amiboïdes s'arrondissent en vésicules minimes (6 à 7 μ) acidophiles et homogènes (fig. 70, pl. VI). La réduction de taille ne va pas sans élimination notable de matériel nucléaire dans le cytoplasme, mais seules les substances d'épuration non figurées, enrichissant la chromatocité endoplasmique pourraient prendre le nom de chromidium. Les noyaux restent inchangés jusqu'à la sortie de l'endoplasme (quelques heures plus tard).

Troisième type : *Patellina corrugata* et espèces plastogamiques.

Chez les schizontes de cette catégorie (*Patellina* et *Spirillina*), les divisions mitotiques typiques se font en nombre bien défini (4); deux se placent avant la formation du test embryonnaire du schizonte et deux à la fin de sa période végétative. Entre les époques d'activité nucléaire s'écoule toute la croissance; les formes sont donc tétranucléées. Le nombre théorique d'embryons formés serait 16; en réalité il est souvent inférieur à cause de la dégénérescence de quelques noyaux en cours d'évolution, et rarement supérieur lorsqu'une mitose post-zygotique supplémentaire a lieu. Rappelons encore que dans cette série, la chromatine est abondante et bien visible à toutes les phases quiescentes.

Quatrième type : *Discorbina orbicularis* et espèces apogamiques.

Ces petits Foraminifères supérieurs¹ (*Discorbina orbicularis*) dont la phase sexuée a disparu, rejoignent les formes primitives par leur évolution nucléaire : le noyau originel unique reste en repos pendant toute la vie végétative et se divise un petit nombre de fois juste avant la formation des embryons².

2. — PÉRIODE DE DÉGÉNÉRESCENCE CYTOPLASMIQUE

Dès la fin de la multiplication des noyaux, le cytoplasme épuré subit des transformations profondes dont la première est la fusion intime de l'ectoplasme, de l'endoplasme et de la membrane chitinoïde tapissant

1. Ils sont classés comme tels dans les genres supérieurs uniquement d'après les caractères morphologiques du test adulte, mais leur position systématique demanderait à être envisagée d'un point de vue plus biologique.

2. Ce caractère ne s'étend pas à tout le genre comme le suppose MYERS (1935 a, p. 370) pour *Discorbina*; de nombreuses autres espèces présentent le même dimorphisme du test et la même évolution nucléaire que *Planorbulina* (par exemple *Discorbina vilardeboana* FÖYR 1936 a).

intérieurement le test. Ce n'est pas un simple mélange, mais des remaniements importants modifient l'état du sarcode colloïdal et conduisent, dans les formes supérieures, à une véritable précipitation d'éléments granuleux irréguliers ayant perdu toute cohésion même sur le vivant. La dégénérescence faible pour *Iridia* est intense pour *Planorbulina mediterraneensis* (p. 223) et se retrouve presque identique chez *Nubecularia lucifuga* et *Polystomella crispa*. Ce cytoplasme « total » deviendra le milieu de croissance des embryons.

Les modalités du mélange cytoplasmique dépendent du type de formation des embryons, soit qu'elle se fasse à l'intérieur du test maternel, soit que les jeunes naissent au dehors. Dans le premier cas, les pseudopodes rétractés vont se fondre dans l'endoplasme (*Iridia*, *Planorbulina*, *Peneroplis*, *Nubecularia*). Dans le second (*Polystomella* par exemple), l'ectoplasme quitte entièrement le test et s'étale en large nappe, puis « il tire » l'endoplasme incapable de sortir de lui-même¹ et les deux substances se mélangent hors de la coquille, en mer libre. L'union n'est jamais totale ; il subsiste en surface une mince couche de gelée ectoplasmique jouant sans doute un rôle protecteur. On retrouve ici les deux cas extrêmes de SCHAUDINN. Un intermédiaire plus voisin de *Polystomella* que son allure ne le laisserait supposer est fourni par les petites espèces fixées : *Patellina corrugata* et *Discorbina orbicularis*. A la schizogonie les embryons semblent naître à l'intérieur. En réalité comme l'a déjà signalé MYERS chez la première espèce, la masse cytoplasmique s'écoule, l'ectoplasme le premier, dans la dépression ombilicale du test, mais dissout au passage les murs séparant les différentes loges et le mur ventral lui-même². Il ne reste plus de la coquille qu'une sorte de couvercle conique sous lequel le plasmode plurinucléé se différencie en embryons.

3. — PÉRIODE DE RÉORGANISATION EMBRYONNAIRE

Que le syncytium reste dans le test ou qu'il s'écoule au dehors, le processus de « construction » des embryons se montre le même chez toutes les espèces que j'ai eu jusqu'ici l'occasion d'étudier³ (*Iridia lucida*, *I. diaphana*, *I. serialis*, *Planorbulina mediterraneensis*, *Patellina corrugata*,

1. Si l'on détruit l'ectoplasme à cette période, l'endoplasme ne sort pas et en sécrète un nouveau.

2. Chez *Polystomella* le cytoplasme doit aussi dissoudre un peu du test avant de sortir, les coquilles vidées naturellement sont plus fragiles que celles des schizontes vivants ou morts avant la reproduction.

3. Chez *Patellina* (p. 261) la construction d'une loge tubulaire spirale nécessite une action ectoplasmique plus complexe.

Discorbina orbicularis, *Polystomella crista*, *Nubecularia lucifuga*). Sa démarche générale est l'inverse de celle de la dégénérescence cytoplasmique : une redifférenciation de ce qui s'était différencié. Après une organisation cytoplasmique progressive autour de chaque noyau, il s'établit à la périphérie des territoires une couche d'ectoplasme embryonnaire d'abord très mince, délimitant le volume des jeunes (ou de leur première loge s'ils sont pluriloculaires). Toute la masse du parent est utilisée chez les Monothalames; les embryons apparaissent d'abord comme des hexagones emboîtés, et cette segmentation très typique chez *Iridia* (p. 185) se retrouve aussi nette chez *Polystomella* (fig. 71, pl. VI) dont les embryons possèdent cependant 2 loges à leur sortie de la gangue spumeuse maternelle. Dans ces formes, l'action organisatrice de chaque noyau n'est limitée que par celle des noyaux voisins; il n'existe aucune taille d'embryon déterminée à l'avance et leur volume résulte d'un simple quotient entre la masse cytoplasmique maternelle et le nombre des noyaux existants.

Avec la croissance de la pellicule ectoplasmique on assiste à l'individualisation des secteurs nucléés, ils se repoussent mutuellement, les angles s'arrondissent et les jeunes prennent la forme de sphéroïdes. Sur le vivant une lente cyclose apparaît autour de chaque noyau (décrite aussi, par WINTER 1907, p. 101). En coupe on voit l'endoplasme embryonnaire entouré d'une pellicule délicate, communiquer avec l'ectoplasme par un orifice percé dans la membrane; c'est l'ébauche de la bouche.

L'embryon se libère sous cette forme chez *Iridia* (p. 185) espèce primitive entre toutes. Chez *Polystomella*, l'ectoplasme s'amasse devant l'orifice de la loge embryonnaire et prend la forme en croissant de la loge II (fig. 72, pl. VI). Cette seconde chambre se revêt à son tour d'une membrane et l'endoplasme l'envahit peu à peu par envoi des granules et des sphérules grassieuses rassemblées dans la loge I¹. Les jeunes se dispersent à ce stade biloculé² (fig. 73, pl. VI).

Chez *Nubecularia lucifuga* l'évolution embryonnaire est identique à celle de *Polystomella crista* bien qu'elle ait lieu dans le test. Les embryons d'abord polygonaux (fig. 74, pl. VI) deviennent sphériques, puis ovoïdes

1. Cet envahissement progressif de l'ectoplasme par l'endoplasme montre que le premier n'est qu'une différenciation locale et réversible du cytoplasme.

2. C'est aussi à ce stade que se condense dans la loge 1 une masse basophile et irrégulière prise par SCHAUDINN pour un chromidium générateur. Cet amas n'a aucun caractère histochimique et embryologique de chromatine génératrice. On peut plutôt la considérer comme un déchet concentré à cette période de grande activité cytoplasmique. Elle s'effloche et disparaît au cours du développement et rien n'en subsiste chez l'adulte.

et la bouche, apparue à la pointe, se couche d'un côté et se prolonge par une étroite nappe ectoplasmique faisant presque le tour du jeune. Cet ectoplasme sécrète une membrane limitant la chambre tubulaire enroulée si caractéristique des Miliolidés. L'endoplasme l'envahit par le même procédé (fig. 75, pl. VI) et les embryons sortent peu après. D'après les descriptions d'HOFKER (1930 a, p. 93) *Eponides repandus* procéderait de même, mais les embryons sortiraient un peu plus tôt, avant que l'endoplasme n'occupe la seconde loge.

Tout autre et bien plus complexe est le développement des embryons de *Planorbulina mediterraneensis* (p. 223) et de ceux des Rotalidés construisant plusieurs loges avant leur vie autonome.

La loge I se forme par le processus général mais une faible partie de la masse du parent est utilisée. L'ectoplasme modèle la loge II mais capte aussi les granules de cytoplasme maternel et les entraîne dans l'endoplasme embryonnaire. Celui-ci fait brutalement hernie dans la seconde chambre, refoule l'ectoplasme à l'extérieur et toutes les loges suivantes se font par le même mécanisme. Il s'en construit ainsi 5 chez *Planorbulina*, 3 ou 4¹ chez *Discorbina vilardeboana* (FÖYN 1936 a, p. 15), 3 chez *Discorbina orbicularis*, 2 ou 3 chez *Discorbina bertheloti*, 2 chez *Discorbina araucana*, avant que le jeune quitte le kyste de schizogonie. Dans ces espèces supérieures l'ectoplasme joue donc un rôle nourricier important dès la vie embryonnaire, c'est un véritable « placenta » transportant la substance maternelle non directement utilisable.

4. — L'EMBRYON

On peut le définir ainsi : un jeune individu néoformé autour d'un noyau mûr de schizonte et construit par un ectoplasme embryonnaire au sein d'un plasma maternel dégénéré.

Il a déjà, à sa libération, tous les caractères de l'adulte : noyau entouré d'endoplasme, ectoplasme servant à la nourriture, aux déplacements et à la construction des loges suivantes, test sécrété pendant la vie embryonnaire (après dissolution d'une partie du test maternel).

La notion de mégalosphère en tant que loge initiale des individus mégalosphériques doit ici être revue. L'embryon est un tout, et sa

1. Le cytoplasme du parent est totalement utilisé et quelquefois il n'en reste plus, bien que les embryons n'aient pas le nombre spécifique de loges. Ils sortent sous cette forme et construisent la chambre manquante comme une loge quelconque après s'être nourris au dehors. Les variations observées chez *D. vilardeboana* et *D. bertheloti* s'expliquent par cette raison.

première loge (s'il est pluriloculaire) ne peut se séparer de la dernière; ce qui importe alors c'est de connaître le nombre et la disposition des chambres à la naissance. Sur les adultes le test initial de l'embryon se distingue souvent très mal des autres loges et chez certains Foraminifères fossiles ce n'est qu'en se basant sur l'analogie qu'ils présentent avec des formes actuelles que « l'appareil embryonnaire » ou « nucleocoench » ou « juvenarium » (HENBEST 1934) peut être délimité.

La comparaison des embryons nous renseignerait bien mieux que celle des adultes sur la parenté des espèces. Malheureusement ils sont loin d'être connus dans tous les genres¹ et le peu de documents ne permet pas d'établir des conclusions bien générales sur la phylogénie. Ces considérations ne trouveraient pas place dans ce travail; on peut affirmer néanmoins que la forme sphérique des Monothalames inférieurs réalise le type primitif. Les variations se manifestent par déformation et addition de loges au cours de la période embryonnaire. Quand les chambres supplémentaires se disposent en spirale, deux grands groupes apparaissent; les Miliolidés (s. lat.) où la deuxième loge prend la disposition d'un tube étroit (*Miliolina*, *Nubecularia*) et les Rotalidés (s. lat.) où plusieurs loges (1 à 4) globuleuses, subégales, s'enroulent successivement autour de la première. La disposition cyclique des chambres de certains Foraminifères (*Orbitolites*, *Orbitoides*) est esquissée par la loge II de *Polystomella*. Celle-ci coiffe la première de part et d'autre du foramen (fig. 73, pl. VI); il y donc a l'amorce d'une symétrie bilatérale que l'on trouve complètement réalisée dans les embryons des grandes espèces précitées.

Les embryons des espèces inférieures sont moins bien connus. Le matériel minéral constituant le test de ces formes est généralement agglutiné et non sécrété et si l'embryon dissocie parfois la coquille maternelle pour en utiliser les éléments (*Ammodiscus gordialis* : SCHAUDINN 1894), le jeune sort le plus souvent sous une forme nue, son test se réduisant à la membrane cytoplasmique chitinoïde. C'est le cas d'*Iridia* mais

1. Voici la liste des diverses espèces où les embryons ont été décrits ou signalés : *Iridia lucida*, *I. diaphana*, *I. serialis* (LE CALVEZ), *Ammodiscus gordialis* (SCHAUDINN 1894), *Nubecularia lucifuga* (LE CALVEZ), *Miliolina* sp. (GERVAIS 1847, M. SCHULTZE 1854, SCHLUMBERGER 1875), *Miliolina semimulum* (SCHAUDINN 1894), *M. circulari* (HOFKER 1930), *Peneroplis pertusus* (SCHAUDINN 1894, WINTER 1907), *Orbitolites complanata* (BRADY 1888, LISTER 1895, HERON-ALLEN 1915), *Cristellaria crepidula* (BRADY 1884), *Spirillina vivipara* (EHRENBERG 1841) WRIGHT 1861, RHUMBLER 1911, LE CALVEZ), *Patellina corrugata* (SCHAUDINN 1894, MYERS 1935, LE CALVEZ), *Discorbina globularis* (SCHAUDINN 1894, LE CALVEZ), *D. parisiensis* (HERON-ALLEN 1915), *D. mediterraneensis* (HERON-ALLEN 1915), *D. wrightii* (HERON-ALLEN 1915), *D. orbicularis* (SCHAUDINN 1894, LE CALVEZ), *D. vilardeboana* (FÖYN 1936), *D. seriopora* (RHUMBLER 1911), *D. araucana* (LE CALVEZ), *Planorbulina mediterraneensis* (SCHAUDINN 1894, HERON-ALLEN 1915, LE CALVEZ), *Rotalia* sp. (M. SCHULTZE 1860), *R. beccarii* var. *flevensis* (HOFKER 1930), *Calcarina hispida* (LISTER 1895), *Truncatulina lobatula* (SCHAUDINN 1894), *Eponides repandus* (HOFKER 1930), *Polystomella crispa* (LISTER 1894, SCHAUDINN 1894, LE CALVEZ), *Cycloclypeus carpenteri* (LISTER 1895).

la phase pélagique juvénile de ce genre n'est peut-être pas si exceptionnelle qu'elle le paraît. Chez d'autres Foraminifères, comme le signale MYERS (1936, p. 134), il n'est pas impossible que des embryons produisent aussi des pseudopodes « en soies », s'affranchissent du support et dérivent sous l'action des courants assez loin de leur lieu d'origine. Mais il est certain que l'action des courants est beaucoup plus manifeste sur les gamètes flagellés, organismes impondérables et doués de mobilité propre. La dissémination des espèces s'expliquerait donc autant par le transport d'essaim de gamètes flagellés que par celui de quelques embryons pélagiques.

B. — La gamogonie

C'est la phase sexuée du cycle, elle consiste en la formation de gamètes haploïdes, à partir d'un individu mononucléé ou gamonte. Celui-ci est toujours mégalosphérique à l'encontre des schizontes qui peuvent être soit micro, soit mégalosphériques (p. 229).

Si l'on envisage seulement la nature des produits finaux deux groupes très inégaux s'imposent : l'un dont les gamètes sont petits et flagellés (ex. *Iridia* et *Planorbulina*), l'autre dont ils sont gros et amiboïdes (ex. *Patellina*). Le premier comprend la presque totalité des cas connus, le second au contraire n'est représenté que par une minime fraction : les formes plastogamiques. Mais au point de vue cytologique les différences existant entre les processus gamogoniques de ces espèces diverses sont du même ordre que celles relevées dans la schizogonie ; elles portent aussi sur l'époque, le mode de déclenchement de l'activité nucléaire et le nombre des divisions. On retrouve trois types gamogoniques correspondant aux trois premiers types schizogoniques (le quatrième étant justement représenté par des espèces n'ayant pas, ou plus, de gamogonie).

1. — ESPÈCES A GAMÈTES FLAGELLÉS

Une complication supplémentaire résulte ici du fait que les gamètes ne dérivent pas directement des divisions du noyau végétatif (noyau primaire) mais se forment à partir d'un micro-noyau (noyau secondaire) ne représentant qu'une fraction minime du précédent destiné à disparaître. La gamogonie d'*Iridia lucida* et celle de *Planorbulina mediterraneensis* fournissent les cas extrêmes et opposent à nouveau les espèces primitives aux espèces supérieures.

Premier type : *Iridia lucida* et espèces primitives.

Dans toute la littérature consacrée aux Foraminifères, seule la description récente de la gamogonie de *Myxotheca arenilega* (FÖYN 1936 b) se rapproche de celle d'*Iridia*, mais l'identité des aspects nucléaires végétatifs de tous les Arénacés inférieurs (*Webbinella*, *Technitella*, *Pelosina*, *Saccamina*^{1...}) et de quelques Lagenidés² (*Nodosaria*, *Dentalina*) permet aussi de supposer chez ces formes des transformations analogues.

Ce type primitif est caractérisé par la netteté des manifestations et leur déclenchement en période terminale de la vie du gamonte. L'évolution rappelle étonnamment la gamogonie des Sporozoaires : le noyau végétatif sans chromatine apparente s'accroît régulièrement durant toute la vie ; un gonflement subit précède de peu la désintégration nucléaire par résorption de la membrane et dispersion des éléments.

Chez *Myxotheca* une minuscule mitose tangentielle concentre la chromatine génératrice sous la membrane du noyau primaire dès le début de la période de reproduction (comme chez *Monocystis* et *Diplocystis*). Chez *Iridia* la chromatine se disperse à la désagrégation nucléaire et le noyau secondaire s'organise dans le cytoplasme (p. 195) (comme chez *Nina gracilis*).

Dans les deux cas le micronoyau (noyau secondaire) aboutit par ses divisions rapides à la répartition dans le sarcode d'éléments très nombreux dont les derniers constitueront les noyaux des gamètes. A mesure que l'on avance dans les divisions successives, les figures mitotiques, typiques au début (*Myxotheca*, FÖYN 1936 b, fig. 13; *Iridia*, fig. 12 à 23, pl. III) deviennent plus petites et les caractères des mitoses plus obscurs, jusqu'à pouvoir disparaître complètement, de sorte que les cinèses ultimes s'expliquent plus par les centrosomes que par la distinction des chromosomes.

Second type : *Planorbulina mediterraneensis* et espèces supérieures.

Si l'évolution gamogonique du type a été décrite depuis longtemps dans son ensemble, elle a donné lieu chez *Polystomella* et *Pene-*

1. Malgré trois études successives (RHUMBLER 1894, LÜCKE 1910, HIRSCH 1912) la reproduction de *Saccamina sphaerica* est loin d'être éclaircie, et bien que bénéficiant de l'expérience de ses deux prédécesseurs, le mémoire de HIRSCH n'entraîne pas la conviction, il semble que cette étude doive être complètement reprise.

2. En effet, tous ces Foraminifères, *Iridia* et *Myxotheca* compris, ont le même type nucléaire « suspensoïde » (p. 290) non seulement chez le jeune mais pendant toute la vie végétative : noyau énorme, turgescant, contenant de nombreux endosomes sphériques, entouré d'une membrane épaisse et n'abandonnant aucune substance nucléaire dans le cytoplasme.

roplis à de copieux mémoires (LISTER, SCHAUDINN, WINTER) dont l'imprécision rend bien compte des difficultés d'observation et d'interprétation.

En effet, chez tous ces Foraminifères supérieurs (*Planorbulina mediterraneensis*, *Discorbina bertheloti*, *Cibicides lobatulus*, *C. vermiculatus*, *Eponides repandus*, *Rotalia beccarii* var. *flevensis*, *Miliolæ*, *Peneroplis pertusus*, *Polystomella crispa*) la désintégration nucléaire du gamonte est lente et commence à des époques variables de la vie végétative (tôt pour *Planorbulina*, plus tard pour *Polystomella*, *Discorbina*, *Cibicides*) sans que l'individu arrête pour cela sa nutrition et sa croissance. Comme l'évolution nucléaire de ces Foraminifères reste avec celle des Protistes, le dernier bastion de la théorie « chromidiale » et de celle du noyau « polyénergide » il est nécessaire de bien préciser les deux notions.

Rappelons d'abord que l'acception originelle du terme de chromidium est celle que R. HERTWIG (1889) créa pour désigner les émissions nucléaires qui, chez les Héliozoaires sont la conséquence de l'hypernutrition ou de l'inanition. R. HERTWIG (1902) et SCHAUDINN (1903) étendirent cette dénomination aux Testacés, ils appelèrent chromidium l'amas chromatique initial situé près du noyau d'*Arcella* et des jeunes *Polystomella* (fig. 98, pl. VII). Selon le dernier auteur, chromidium et noyau dériveraient chacun d'un regroupement particulier de la substance nucléaire maternelle pulvérisée à la fin de la vie du schizonte. Du chromidium naîtraient les noyaux des gamètes, tandis que le noyau principal ou macronucleus, de rôle purement trophique, disparaîtrait à la gamogonie.

Plus tard, WINTER (1907) élargit le terme et comprit dans le chromidium toutes les substances semblant sortir du noyau du gamonte et enrichir le stock initial de chromatine extranucléaire. D'autres auteurs ont retrouvé des chromidies ou du chromidium chez beaucoup de Protozoaires (Amibes, Thécamœbiens, Héliozoaires, Flagellés, Grégarines, Ciliés), mais de nombreuses critiques (CHATTON 1910 b, 1920, DANGEARD 1910) montrèrent que la plupart des cas où ces chromidies étaient admises, pouvaient être interprétés comme des stades d'épuration ou de division nucléaire, ou comme des formations cytoplasmiques, voire même comme des parasites.

Mais dans les cas bien définis où le chromidium n'était d'origine ni parasitaire ni pathologique, en plus du désir implicite d'étendre à de nombreux groupes le dualisme de la chromatine des Ciliés, plusieurs arguments amenèrent à considérer cette formation comme une masse idio-générative, surtout : 1° son affinité pour quelques colorants nucléaires;

2° la difficulté d'étudier les transformations nucléaires chez les animaux pourvus d'un chromidium; 3° l'apparition des premiers noyaux secondaires au sein même de la masse chromidiale.

Comme pour la chromatine intranucléaire, un ensemble même imposant de réactions colorantes complémentaires ne constitue jamais autre chose qu'une présomption sur la nature générative d'une substance extranucléaire. Il a cependant suffi à des auteurs récents. HOFKER (1930 a, pp. 85, 87) crut retrouver le chromidium générateur des mégalosphériques de *Miliolina circularis* et d'*Eponides repandus* en traitant quelques coupes de ces Foraminifères par l'hématoxyline et le Feulgen. D'après les figures mêmes d'HOFKER, et le texte qui les accompagne, la conviction n'est nullement entraînée. D'ailleurs, toutes les recherches cytologiques sérieuses tentées dans cette voie sur les animaux dont le chromidium générateur semblait à l'abri de toute atteinte furent constamment négatives; ainsi JOLLOS (travaux inédits cités par BĚLAŘ) montra que chez *Arcella* le « chromidium » était détruit par la pepsine et la trypsine (à l'opposé de la chromatine) et masquait les noyaux, invisibles dans les conditions normales; REICHENOW (1928) prouva que chez *Chlamydomphrys* et *Arcella* le prétendu chromidium ne contient ni acide nucléique libre, ni chromatine; des constatations identiques se font sur l'embryon de *Polystomella crispa*: l'amas basophile situé près du noyau n'a aucun caractère chromatinien.

J'ai montré précédemment (p. 284) que l'interprétation de SCHAUDINN reposait sur une erreur d'observation: il n'y a jamais de stade dispersé dans le matériel nucléaire du schizonte et cette masse paranucléaire se formant chez le jeune disparaît au cours de l'évolution des gamontes.

Il est toujours malaisé d'obtenir les premières transformations nucléaires chez les Protistes, pourvus de « chromidium » (formation du noyau secondaire des gamontes de Sporozoaires, de Radiolaires, d'Héliozoaires...) soit parce que le phénomène est rapide, soit parce que les composants se fixent et se colorent difficilement. L'hypothèse de la naissance des noyaux générateurs, à partir d'un chromidium était donc commode parce qu'elle masquait les défauts d'observations ou les insuffisances de technique. Le cas bien connu des Grégarines (MILOJEVIC 1925) est un exemple devenu classique, et notre impuissance chez *Planorbulina* relève certainement des mêmes causes. Nulle part enfin on ne trouve la preuve irréfutable que la prétendue substance chromidiale est en connexion morphologique avec les chromosomes des noyaux secondaires. Tous les

auteurs sont à ce sujet d'une grande discrétion et considèrent toujours tacitement la transformation comme « naturelle » sans autre explication.

HARTMANN (1909, 1911) tenta « d'accommoder les restes du dogme chromidial » (CHATTON 1920, p. 405) en lui substituant la notion du « noyau polyénergide ». Selon son promoteur, un tel système résulte de la multiplication d'énergides nucléaires isolées dans l'enveloppe morphologique d'un noyau unique. A la désintégration nucléaire tous ces éléments s'éparpillent dans le cytoplasme et se transforment en noyaux secondaires.

Si les « polymitoses » de certaines Coccidies (*Aggregata*, MOROFF 1908, DOBELL 1925) peuvent être interprétées comme la division multiple d'un noyau polyénergide; si, au début de la division isosporogénétique du gros noyau de *Thalassicola* (HUTH 1913 : « Spindelkernserie ») l'émergence de nombreuses centrosphères peut aussi se rapprocher de l'évolution précédente, la plupart des autres cas sont infirmés ou tout au moins douteux.

Chez *Calcituba polymorpha* (SCHAUDINN 1895 b) la division multiple est une « amitose multiple » affectant surtout les nucléoles, et toute la masse nucléaire est utilisée. Elle prépare la schizogonie et si l'on sait que dans cette phase de la reproduction des Foraminifères les processus de division nucléaire sont le plus souvent aberrants, on pourrait sans peine la considérer comme l'accélération des divisions schizogoniques amitotiques de *Peneroplis* ou de *Polystomella*.

Toute autre est la prétendue division multiple de *Wagnerella borealis* (ZUELZER 1909); il apparaît soudain au voisinage du noyau principal plusieurs corpuscules chromatiques (ou noyaux secondaires) qui s'organisent, se divisent et émigrent dans la « tête » de *Wagnerella*. ZUELZER est très prudente sur l'origine des noyaux, plus prudente qu'HARTMANN (qui fait de *Wagnerella* un exemple type de noyau polyénergide : 1909); n'écrit-elle pas : « Vielleicht ist es anfangs auch nur ein Körnchen, das sich schnell durch Teilung vermehrt »; on ne saurait mieux envisager l'hypothèse d'un noyau secondaire unique.

Chez *Planorbulina mediterraneensis*, l'évolution gamogonique est très analogue à celle de *Wagnerella*, et il faut bien l'avouer aussi, on ignore encore à quel moment et sous quel état s'isole la chromatine générative. Mais la gamogonie du type précédent (*Iridia* et *Myxotheca*) aide à comprendre ces modifications nucléaires obscures et permet de les interpréter sans le secours de la théorie chromidiale ou de celle du noyau polyénergide.

La soudaineté comme la netteté des transformations observées chez les espèces inférieures précisent bien que la désintégration nucléaire et l'apparition d'un micronoyau générateur sont deux opérations concomitantes liées seulement à la même cause : l'impossibilité pour le nucleus du gamonte d'entrer en mitose avec son matériel trophique. Il n'est donc pas possible de voir dans le second phénomène la conséquence du premier et d'envisager le micronoyau comme le résultat d'un regroupement des produits d'épuration. Si l'on étend logiquement ces notions à l'évolution gamogonique de *Planorbulina mediterraneensis* par exemple (elle vaut pour *Peneroplis* et *Polystomella*) l'émission précoce de substance ne peut être considérée qu'à titre d'épuration n'entravant ni la vie végétative de l'animal, ni la croissance du noyau. L'apparition du micronoyau reproducteur reste, par contre, le point obscur de la question, *Planorbulina* n'est pas favorable à ce genre de recherches. Mais si les premières divisions ne sont pas plus évidentes que le micronoyau lui-même, pourquoi essayer de les situer à l'intérieur d'un noyau primaire polyénergide et non au dehors. Ce serait rattacher un phénomène normal à l'exception douteuse plutôt qu'au processus général. D'ailleurs HARTMANN lui-même a présenté son interprétation comme hypothétique chez les Foraminifères ; il n'y a donc aucune raison de s'en emparer pour la gamogonie de ces espèces supérieures. Accusons plutôt l'insuffisance de l'observation, l'impuissance de la technique et supposons logiquement qu'un noyau secondaire quitte la masse trophique sous une forme petite et labile échappant à l'examen (il est peut-être analogue au « nucléosome » des Bactéries : HOLLANDE 1934). Les premières divisions de ce noyau primitif passeraient inaperçues pour les mêmes raisons au milieu de toutes les granulations basophiles du cytoplasme.

Comme corollaire à cette déficience matérielle on ne peut dater avec précision la sortie du micronoyau supposé. Il ne semble pas qu'elle puisse se produire au début des manifestations épuratives (tout au moins pour *Planorbulina*), les premiers petits noyaux visibles apparaîtraient plus tôt qu'ils ne le font. On ne peut guère plus la placer vers l'ultime limite de la visibilité du noyau primaire (fig. 46, pl. IV) : sitôt celui-ci disparu, les petits noyaux secondaires surgissent simultanément dans plusieurs loges. Il faut donc situer ce départ vers le milieu de l'évolution du noyau primaire, une telle opinion s'accorde assez bien avec les faits observés chez *Iridia* : la sortie du micronoyau a lieu au début de la modification radicale du noyau géant (premières heures de la caryolyse). Cette époque corres-

pondrait chez *Planorbulina* et les espèces affines au déclenchement de la dégénérescence franche (p. 235), période après laquelle le noyau ne s'accroît plus, mais régresse. La dernière période de la vie du noyau primaire (de la décroissance à la disparition) n'est plus que l'évanouissement progressif d'une substance trophique restée groupée; elle a les mêmes caractères chez les gamontes de *Polystomella* (LISTER 1895) et de *Peneroplis* (WINTER 1907) et s'homologue à l'effilochement des paquets d'endosomes et de caryoplasme, lacérés chez *Iridia* par la cyclose.

L'apparition subite des petits noyaux secondaires au sein des produits de désintégration du noyau primaire n'a pas lieu de surprendre, si l'on sait que ces substances exercent une très vive attraction sur les noyaux secondaires (LÉGER et DUBOSCQ 1909, pp. 51, 60). Dès la condensation des plages de « cytoplasme germinatif », les micronoyaux doivent y émigrer et, trouvant là un milieu favorable à leur développement, ils grossissent, s'organisent sous la forme de noyaux bulleux (première forme visible, p. 237), puis se multiplient activement par des processus mitotiques normaux.

A partir de ce stade l'évolution gamogonique de *Planorbulina* et des Foraminifères supérieurs est analogue à celle d'*Iridia* et des espèces inférieures. Les deux gamogonies ne diffèrent donc que par la visibilité des phases initiales : dans un cas, le micronoyau et ses premières divisions sont presque réduits aux composants locomoteurs et passent inaperçus; dans l'autre, le micronoyau possède son composant idiogénérateur complet et prend d'emblée une structure objective.

2. — ESPÈCES A GAMÈTES AMIBOÏDES

Troisième type : *Patellina corrugata* et espèces plastogamiques¹.

Les seuls documents publiés se bornent actuellement à cette espèce ainsi qu'à *Spirillina vivipara*; les phénomènes nucléaires semblent être identiques dans toute la famille des Spirillidés comprenant « les petites formes de Rotalidés dans lesquelles la première partie du test est un tube perforé enroulé en spirale » (GALLOWAY 1933).

J'ai repris après MYERS l'élevage de *Patellina* et suis d'accord avec lui sur l'évolution des gamontes. Le jeune gamonte quittant le kyste de

1. Ce type de gamète ne s'étendrait même pas à toutes les espèces plastogamiques, dans certaines : *Discorbina patelliformis* (MYERS 1933), ils sont remplacés par des organismes flagellés dont le sort n'a malheureusement pas été suivi.

schizogonie possède un noyau unique qui reste au repos pendant la courte vie libre de l'animal, mais entre en activité dès son association avec un ou plusieurs autres.

A l'opposé des espèces à gamètes flagellés, tout le noyau du gamonte passe dans les noyaux-fils et les mitoses gamogoniques ressemblent aux mitoses schizogoniques (tout au moins à la seconde). Deux divisions successives ont lieu dans le test; une troisième se fait après l'émigration du plasmode et sa fragmentation en 4 gamétocytes. Cette gamogonie simple et rapide conduit à la formation de 8 gamètes par associé. Elle est synchrone chez tous les partenaires et dès leur formation les éléments se mélangent et copulent.

Chaque gamète est nu et sphérique (40 à 50 μ de diamètre); de la mince couche ectoplasmique qui l'entoure partent de larges nappes lobées représentant les pseudopodes. Le noyau de 15 μ de diamètre approximatif conserve sa polarisation pendant les quelques instants que dure la vie libre. Aucune trace d'élément cinétique dans le cytoplasme ne peut représenter le vestige d'un organe locomoteur.

MYERS semble s'étonner de ce que ces formations amiboïdes soient si différentes des gamètes flagellés trouvés chez les autres Foraminifères; mais la notion de sexualité n'est pas obligatoirement liée à celle d'organisme flagellé. Dans un groupe de Rhizopodes voisins, celui des Hélio-zoaires, d'après le peu que l'on sait sur leur gamogonie il semble que certaine espèce : *Wagnerella borealis* (ZUELZER 1909) donne naissance à des gamètes flagellés tandis que la sexualité d'*Actinophrys sol* (BĚLAŘ 1922) et *Actinosphaerium eichorni* (R. HERTWIG 1898) est liée à une pædogamie entre gros éléments amiboïdes ayant la valeur fonctionnelle de gamètes; les deux sortes de produits se rencontrent donc aussi.

Mais chez les Foraminifères, si l'on veut établir un rapport entre les deux types de gamètes, il ne faut pas se borner à de stériles comparaisons de taille ou d'anatomie, mais étudier parallèlement aussi bien la gamogonie que la destinée des éléments en cause. Alors que la vie libre d'un gamonte de *Planorbulina* peut durer 6 mois; celle du petit gamonte de *Patellina* dépasse rarement 10 jours; tandis que chez *Iridia* et *Planorbulina* le noyau primaire, pauvre en chromatine, dégénère à la sortie du micro-noyau générateur et que celui-ci par ses mitoses successives donne de très nombreux gamètes (70 millions chez *Iridia*, p. 205), chez *Patellina* au contraire le noyau bourré de chromatine se divise entièrement et donne naissance à 8 gamètes. Chez les gamontes à produits flagellés, la gamo-

gonie est une expression de maturité individuelle; au contraire chez les plastogamiques elle ne se déclenche que sous l'action directe d'un partenaire et ne se réalise jamais si le gamonte est solitaire. Si les gamètes flagellés sortent en mer libre, nagent activement et peuvent vivre plusieurs jours, ceux de *Patellina* n'ont aucun métabolisme, copulent dès leur formation ou meurent s'ils n'ont pas immédiatement de conjoint.

En un mot la gamogonie et la copulation de *Patellina* apparaissent comme le résultat d'une attraction sexuelle précoce entre gamontes néoténiques d'une espèce, destinés à se reproduire rapidement. Cette reproduction est-elle primitive ou résulte-t-elle d'une évolution? On ne peut le dire, mais il faut toutefois remarquer que les formes plastogamiques sont parmi celles qui vivent le plus près de la surface; dans les mers à marée on en trouve même dans les plus petites flaques. Elles subissent donc très intensément l'influence des variations extérieures et la rapidité du cycle, la simplicité de l'acte sexuel en feraient alors des formes très adaptées aux conditions changeantes du milieu.

3. — LE GAMÈTE FLAGELLÉ

La plus ancienne observation de gamète est celle de STRETHILL WRIGHT (1861) sur un Rhizopode voisin des Foraminifères. *Gromia oviformis* (= *dujardini*). D'une Gromie en aquarium « pleine de substance blanchâtre » l'auteur voit sortir par pression des « cellules actives » et il est « persuadé » que ce sont des spermatozoïdes de *Gromia*.

MURRAY en 1875 (in HERON-ALLEN 1915, Appendix A, p. 27) observe à bord du « Challenger » des spécimens vivants de *Tretomphalus bulloides*, remplis de « flagellospores ». Il leur trouve difficilement deux « cils », une tache « spot » réfringente à leur extrémité et constate qu'elles se colorent plus fortement au carmin à un pôle qu'à l'autre.

En 1894 (b) SCHAUDINN décrit brièvement la sporogénèse de *Gromia dujardini* (qu'il débaptise et nomme *Hyalopus dujardini*) mais ne figure les spores uniflagellées qu'en 1899 dans un travail sur *Trichosphaerium*. L'auteur interprète comme copulas, des stades de spores non encore séparées.

LISTER et SCHAUDINN (1895) dans leur étude simultanée de *Polystomella crispa* observent la sortie des gamètes (SCHAUDINN réussit même leur copulation sans équivoque possible) et les voient biflagellées, mais les figures du premier n'ont aucune précision et le second n'en donne pas.

Quant aux figures de gamètes et de copulation représentées chez cette espèce par LANG (1901) et DOFLEIN (1909) dans leurs traités, ce ne sont que des schémas fantaisistes ayant un intérêt scientifique à peu près nul.

WINTER (1907) observe les gamètes de *Peneroplis*, mais décrit un seul flagelle gros et tronqué, plus court que le corps. Les seules figures qu'il en donne dans un tableau synthétique sont très schématisées et sans valeur. Il accorde sans autres commentaires une structure identique aux gamètes de *Miliolina*.

Il faut arriver à LWOFF (1925) et JEPPE (1926) pour avoir quelques détails sur la structure des zoospores de *Gromia oviformis* (= *dujardini*) mais cette espèce séparée des autres Foraminifères en diffère aussi par son gamète (un seul flagelle très long), les observations ne sont donc pas généralisables. Dernièrement (1936 a) FÖYN a vu les gamètes de *Discorbina vilardeboana* (fig. 5) il reconnaît deux flagelles dont l'un est environ le double de l'autre, et signale un amas de corpuscules réfringents à l'extrémité du corps.

a) MORPHOLOGIE DES GAMÈTES. — Si l'on excepte les observations de LWOFF et JEPPE appliquées à un Rhizopode mais non à un Foraminifère véritable, toutes les descriptions des gamètes sont complètement insuffisantes. Cette carence est due plus à la fragilité de ces minuscules organismes qu'à la rareté des gamètes en reproduction. En utilisant une méthode éprouvée sur des Flagellés plus gros (p. 169) j'ai réussi à étudier convenablement les gamètes de 13 espèces de Foraminifères dont j'ai pu saisir la gamogonie (*Iridia lucida*, *Iridia diaphana*, *Iridia serialis*, *Webbinella hemisphaerica*, *Webbinella crassa*, *Triloculina rotunda*, *Quinqueloculina suborbicularis*, *Orbulina universa*, *Discorbina bertheloti*, *Cibicides vermiculatus*, *Tretomphalus bulloides*, *Planorbulina mediterraneensis*, *Polystomella crispa*). La description détaillée donnée pour ceux d'*Iridia* (p. 205) vaut pour la plupart des autres; les différences portent seulement sur la taille du corps et des flagelles, le nombre d'inclusions graisseuses, le sens et la valeur du phototactisme et enfin la présence ou l'absence d'un axostyle.

Les caractères communs à tous les gamètes sont : 1° la taille minime : le corps des plus petits mesure moins de 2 μ (*Iridia diaphana*) et celui des plus gros 4 μ 5 (*Webbinella crassa*) sur le vivant; 2° la présence de deux flagelles acronématés¹, inégaux, insérés au même point sur un blépharo-

1. Bien que je n'aie vu le mastigonème que chez deux espèces (*Iridia lucida*, *Webbinella crassa*), il existe probablement chez toutes.

plaste peu net; 3^o l'aspect pycnotique du noyau sur les préparations colorées. La sphérule graisseuse est unique sauf dans le genre *Webbinella* où il y en a deux; chez *Webbinella hemisphaerica* elles sont égales, chez *W. crassa* l'une est plus grosse que le noyau, l'autre plus petite et celle-ci occupe toujours la pointe du gamète (fig. 76, pl. VI, fig. XXVI a).

Chez les Miliolés (*Quinqueloculina suborbicularis*, *Triloculina rotunda*) la structure se complique d'une baguette rigide qui, du blépharoplaste traverse le gamète dans toute sa longueur et fait saillie de quelques μ à la pointe (fig. 77, pl. VI). Cette constatation m'amène à formuler des réserves sur l'exactitude de l'unique flagelle court et tronqué assigné par WINTER aux gamètes de *Peneroplis pertusus*. Les gamontes mûrs de cette espèce m'ont fait défaut, mais puisque selon l'auteur les produits formés sont identiques à ceux de *Miliolina*, je pense que les observations de WINTER sont erronées, qu'il n'a pas vu les flagelles et pris pour tel l'extrémité saillante de la formation «axostylique». Je n'ai pu élucider l'origine de cet élément, on peut le considérer soit comme un véritable axostyle soit comme un reste de la desmose unissant les deux blépharoplastes à la dernière division du gamétocyte (comparer avec les figures d'*Iridia*).

Le sens et la valeur du phototactisme n'ont pas été relevés pour toutes les observations, mais s'ils varient dans un même genre (par exemple *Iridia*, LE CALVEZ 1936 a, p. 123) ils restent identiques pendant toute la vie du gamète; à titre de comparaison j'ai groupé dans le tableau I (p. 301) les dimensions moyennes des gamètes observés sur frottis, ainsi que les indications relatives au phototactisme dans le cas où elles furent notées.

b) IDENTITÉ DES STADES ULTIMES DE LA GAMOGONIE CHEZ LES FORAMINIFÈRES A GAMÈTES FLAGELLÉS ET QUELQUES RADIOLAIRES. — Que les gamontes appartiennent à des espèces éloignées ou voisines, qu'ils soient pélagiques ou benthiques, les gamètes se présentent suivant un



FIG. XXVI. Gamètes in vivo. a, de *Webbinella crassa* ($\times 4000$); b, de *Gromia dujardini* (= *oviformis*) ($\times 5000$).

TABLEAU I

ESPÈCES	DIMENSIONS EN μ			PHOTOTACTISME	
	CORPS	GRAND FLAGELLE	PETIT FLAGELLE	SENS	VALEUR
<i>Iridia lucida</i>	1,8 x 3	13	5	—	6 mm. en 80 s.
<i>Iridia diaphana</i>	1,2 x 2	10	4	+	6 mm. en 210 s.
<i>Iridia serialis</i>	2 x 3,5	15	6	+	6 mm. en 150 s.
<i>Webbinella hemisphaerica</i>	1,8 x 3	11	4	0	—
<i>Webbinella crassa</i>	3,5 x 6	20	5	?	?
<i>Triloculina rotunda</i>	1,6 x 3,5	12	4	0	—
<i>Quiqueloculina suborbicularis</i>	1,5 x 3	10	3	0	—
<i>Orbulina universa</i>	1,6 x 3,5	16	5	—	?
<i>Discorbis bertheloti</i>	1,5 x 3	14	5	—	?
<i>Cibicides vermiculatus</i>	1,8 x 3	10	3	0	—
<i>Tretomphalus bulloides</i>	1,5 x 3	9	4	?	?
<i>Planorbulina mediterraneensis</i>	1,5 x 3	3	8	0	—
<i>Polystomella crispa</i>	1,8 x 3	12	4	0	—

même type de structure. Cette remarquable unité des produits flagellés d'un ensemble aussi polymorphe ne doit pas nous étonner, car les mêmes constatations peuvent se faire sur les spermatozoïdes des grands groupes zoologiques. Bien plus elle s'étend ici à d'autres Rhizopodes : les Radiolaires¹.

Cependant à l'aube de la gamogonie, il y a autant de différences entre l'évolution nucléaire (isosporogénétique) de *Thalassicola* ou d'*Aulacantha* et les modifications du noyau d'*Iridia*, qu'entre celles-ci et la dégénérescence de *Planorbulina*. Toutes ces divergences s'estompent rapidement, les noyaux générateurs se divisent et atteignent très vite une densité, une taille et un type mitotique uniformes. L'unité est réalisée et rien n'est alors plus comparable que les divisions d'*Aulacantha* (BORGERT 1909, pl. XV, fig. 47, 48) et celles d'*Iridia* ou de *Planorbulina*². L'identité se poursuit dans la formation et la scission des « gamétocytes ». J'ai donné ce nom chez *Iridia* aux éléments sub-terminaux dont la division conduisait aux gamètes. On les retrouve typiquement semblables chez les Acanthaires seul groupe de Radiolaires dont j'ai pu suivre la gamogonie avec *Acanthometra pellucida* et *Xiphacantha alata*³. Ainsi les figures représentant la

1. Et sans doute aussi les Héliozoaires.

2. J'ai trouvé les mêmes mitoses (avec 5 chromosomes seulement) chez *Acanthometra pellucida* vers le milieu de la gamogonie.

3. Pour ces Radiolaires, l'évolution gamogonique n'est jamais complète en goutte pendante et l'expulsion a lieu avant la maturité de tous les éléments; la majorité d'entre eux sort à ce stade mononucléé, mais bicinétique (fig. 79, 82, pl. VI).

desmose unissant les blépharoplastes (fig. 78, pl. V), le gamétocyte mononucléé (fig. 79, 82, pl. V), puis binucléé (fig. 80, pl. V) et enfin le gamète (fig. 81, 83, pl. V) soit de l'un soit de l'autre Radiolaire, semblent calquées sur les images correspondantes des Foraminifères *Iridia lucida* (fig. 30 à 33, pl. III) ou *Orbulina universa*¹. La seule différence porte sur les inclusions graisseuses, unique chez *Iridia* et la plupart des Foraminifères, nombreuses chez les Acanthaires. La gamogonie des Acanthaires est donc loin d'avoir la belle simplicité qui ressort du travail de SCHEWIAKOFF (1926, p. 704). C'est presque une spermatogénèse au même titre que celle des Foraminifères.

Chez *Gromia oviiformis* (= *dujardini*) le gamète² par sa structure est plus loin de ceux des Foraminifères vrais que ne l'est celui d'un Acanthaire ou d'un *Collozoum* par exemple. Néanmoins la même évolution terminale se retrouve et la gamogonie atteint une complication plus grande que ne le laisserait supposer le travail de LWOFF (1925). Un élément semble avoir échappé à cet auteur : la volumineuse inclusion graisseuse (« refractive body » de JEPPE 1926, p. 714) qui se place près du noyau et fait saillie sous la membrane. LWOFF n'en signale pas l'emplacement sur ses frottis, mais très réfringente sur le vivant il la prend probablement pour le noyau (comparer ses figures 5 et 8). Celui-ci est volumineux, occupe presque tout le corps et se confond avec le peu de cytoplasme le séparant de la gouttelette graisseuse (fig. XXVI b). L'inclusion unique chez le gamète (fig. 87, pl. VI) (si l'on excepte les minimes granulations qui l'entourent) est double dans les gamétocytes mononucléés et déjà biflagellés ; le stade représenté (fig. 84, pl. VI), correspond exactement chez *Iridia* à celui de la figure 31. L'ultime division nucléaire est aussi massive et brutale que dans cette dernière espèce. Chez le gamétocyte binucléé les noyaux et les sphérules graisseuses s'orientent d'abord suivant deux axes perpendiculaires (fig. 85, pl. VI) de manière à occuper la place minimum dans le peu de cytoplasme disponible ; puis les noyaux s'écartent et encadrent les inclusions (fig. 86, pl. VI) ; la division cytoplasmique a lieu peu après.

Le flagelle unique part d'un blépharoplaste dont l'invisibilité sur les frottis normaux est due à l'extrême minceur du cytoplasme au point

1. Ce sont de telles images qu'il faut se garder de sérier à l'envers et d'interpréter comme des stades de copulation.

2. Les observations négatives de LWOFF (1925), qui n'a pu réussir la copulation de ces éléments flagellés, ne suffisent pas pour leur retirer le rôle de gamètes. La seule preuve convaincante serait de montrer que les dites zoospores se développent sans copulation ; elle manque encore actuellement.

d'insertion. Un artifice de technique permet à la fois de le mettre en évidence et de suivre ses divisions antérieures sur le gamétocyte. Il suffit, à la confection du frottis, de pousser un peu plus loin la dessiccation. L'énorme noyau éclate et s'étale en nappe mince portant à l'aisselle du gamète un grain basal très net (fig. 90, pl. VI). Sur les gamétocytes les deux blépharoplastes peuvent être symétriques, reliés par une desmose (division de la cinétide : fig. 89, pl. VI) ou même contigus, d'un seul côté de l'inclusion grasseuse en cours de division (stade plus précoce : fig. 88, pl. VI).

En résumé, la dernière phase de la gamogonie est la même chez *Gromia dujardini*, chez les Foraminifères et chez les Acanthaires. Elle se caractérise par une division du blépharoplaste et des flagelles, accompagnée de la bipartition de l'inclusion grasseuse (quand celle-ci est unique) et précédant de beaucoup la division du noyau¹. Le noyau très compact se scinde si rapidement qu'on ne peut déceler aucun phénomène mitotique.

Tels sont les gamètes de ces Rhizopodes ; leur structure assez simple n'a pas la prétention d'être définitive si l'on songe qu'il a fallu plusieurs milliers de mémoires pour arriver à la conception actuelle du spermatozoïde.

c) CRITIQUE DE LA THÉORIE PARASITAIRE DE MYERS. — La valeur de ces éléments flagellés a été récemment mise en doute non seulement comme gamètes mais comme formations appartenant au cycle. Avec un scepticisme peu bienveillant, MYERS (1934, 1935 a et b) fait table rase des patientes observations de SCHAUDINN, LISTER, WINTER, et insinue que ces zoospores représentent plutôt les formes de dissémination de Flagellés parasites infestant les Foraminifères. On peut s'étonner qu'une notion aussi grosse de conséquences soit acceptée par un protistologiste expérimenté comme KOFOID (1934), car il s'agit là d'une interprétation sans preuves.

En effet, des deux arguments principaux utilisés par MYERS dans sa critique, l'un d'ordre négatif, est l'absence de documents cytologiques précis concernant l'origine des noyaux des gamètes et la genèse de ces éléments. L'autre ne s'applique même pas aux espèces en litige : c'est l'existence de cycles dimorphiques sans traces de gamètes flagellés (cycles plastogamiques de *Patellina* et *Spirillina*).

Au premier argument, le travail de FÖYN (1936 b) sur *Myxotheca* et la partie de ce mémoire consacrée à *Iridia* répondent d'eux-mêmes et précisent sans équivoque l'origine du noyau générateur et son mode de

1. Elle concorde en cela avec toutes les divisions de la cinétide chez les Flagellés.

division. Quant au second, MYERS a eu la malchance de le choisir justement dans un cycle représentant une exception à la règle générale. Les espèces à développement plastogamique se comptent sur les doigts et leur reproduction sexuée, si particulière, ne peut se généraliser à tout le groupe et n'exclut pas plus les gamogonies à gamètes flagellés que les auxospores des Pennées n'excluent les zoospores des Centriques chez les Diatomées. Si MYERS et KOFOID veulent une preuve irréfutable de leurs affirmations, que ne la cherchent-ils dans les nombreux Foraminifères des eaux Californiennes dont les gamontes laissent échapper ces zoospores biflagellées. Qu'ils étudient leur cycle et leur cytologie ; à ce moment seulement ils pourront voir ce qu'il faut penser des prétendus parasites.

C. — Comparaison des processus schizogoniques et gamogoniques

Si, envisageant la reproduction des Foraminifères d'un point de vue général, on en oppose les deux phases, il est facile de constater que toutes les schizogonies assez analogues par leurs modifications plasmatiques finales donnent naissance à des produits différents entre eux : les embryons. Au contraire, les diverses gamogonies connues, différant essentiellement par les modifications nucléaires initiales aboutissent à des éléments tous semblables, les gamètes. Les divergences morphologiques spécifiques qui se retrouvent entre les embryons disparaissent complètement entre les gamètes ; c'est ainsi que les deux processus ont une valeur très inégale dans le cycle. La schizogonie n'est qu'une sorte de morcellement approximatif dans le détail, ayant sa fin en soi et réalisant d'emblée le type de l'espèce. La gamogonie, par contre, nécessite la mise en jeu de mécanismes mitotiques et méiotiques précis, conduisant aux éléments haploïdes, dont la faculté de développement est liée à une copulation. La première apparaît donc plutôt comme un partage du noyau et du cytoplasme, tandis que la seconde réalise avant tout une division égale de la chromatine. Il suffit d'ailleurs de comparer les relations nucléoplasmiques de l'embryon et du gamète pour juger de la valeur des activités nucléaires : effacée dans l'embryon, elle est prépondérante dans le gamète. Chez l'un, la relation atteint une valeur minime qui augmentera par l'accroissement rapide du noyau au cours de la croissance du jeune ; chez l'autre le rapport arrivant à l'unité grâce au peu de cytoplasme qui entoure le noyau, s'abaissera avec le foisonnement cytoplasmique des premiers stades de la croissance du zygote.

Dans le cadre plus étroit des phénomènes nucléaires, la comparaison des divisions de chaque phase des trois types gamogoniques et de leurs correspondants : les trois types schizogoniques, nous permet d'évaluer indirectement la quantité de chromatine des noyaux qui en semblent dépourvus pendant toute la vie végétative et la reproduction asexuée.

Patellina corrugata sert de base à la comparaison; ses mitoses schizogoniques et gamogoniques se ressemblent mais cette exception utile nous donne la clef des différences nucléaires existant entre les deux modes de reproduction des autres Foraminifères. En effet, chez *Patellina*, la chromatine très abondante (même au repos) dans une phase comme dans l'autre, n'éprouve aucune difficulté à se grouper en chromosomes et les divisions sont typiquement semblables dans les deux cas.

Au contraire, lorsque la chromatine est peu abondante, elle ne se condense pas assez pour être décelable dans les divisions schizogoniques, d'où le caractère atypique de ces mitoses chez *Iridia*; on peut encore arriver dans cette espèce à les comparer aux mitoses gamogoniques, qui elles, n'ont lieu qu'après le regroupement de la chromatine (noyau secondaire) hors du noyau primaire.

Enfin, les noyaux des formes supérieures : *Planorbulina*, *Polystomella* doivent contenir encore moins de chromatine : les divisions schizogoniques sont complètement aberrantes (tout au plus peut-on trouver dans quelques-unes de vagues analogies avec les promitoses). Les premiers phénomènes gamogoniques ne leur cèdent en rien par l'obscurité des transformations; le micronoyau est probablement réduit à sa plus simple expression et ses premières divisions passent inaperçues, les caractères mitotiques typiques n'apparaissent qu'après la croissance de ces noyaux primitifs au sein du cytoplasme germinatif. Ici aucune comparaison n'est plus possible entre les divisions schizogoniques et gamogoniques.

Il apparaît donc que la division nucléaire la moins modifiée, celle qui peut être prise pour le type mitotique de l'espèce ou même du groupe, doit être recherchée dans la phase gamogonique; l'abondance du matériel trophique masque totalement, ou gêne fortement, les phénomènes mitotiques normaux de la phase schizogonique. Comme chez les Sporozoaires le sort du noyau du gamonte dépendrait de la quantité relative de matériel génétique et trophique qu'il contient. Lorsque ce rapport est inévaluable au repos, il apparaît à la mitose du premier micronoyau de reconstitution (si celui-ci est visible). Le volume des chromosomes de cette division, comparé à la masse totale du noyau primaire (1/400 chez *Iridia*) est alors

la seule indication possible et précise sur la richesse en chromatine de l'espèce considérée.

V. — LE TRIMORPHISME

Bien que sa discussion ne puisse logiquement se séparer de celle du cycle évolutif des Foraminifères, l'importance du Trimorphisme nécessite de consacrer à cette théorie un chapitre particulier.

Le terme créé par HOFKER dans ces dernières années eut à l'origine un sens purement morphologique et statistique; il servit à concrétiser l'existence dans certaines espèces de Foraminifères, de trois groupes d'individus caractérisés chacun par la taille de leur loge initiale. Afin de conserver la dénomination de SCHLUMBERGER, les individus microsphériques furent appelés « Formes B », les individus mégalosphériques à loge initiale petite « Formes A1 », les autres mégalosphériques à grande loge initiale « Formes A2 ».

Dans une première interprétation biologique du phénomène, HOFKER supposa (1925) que les formes A1 et A2 représentaient des gamontes de sexe différent, l'un mâle, l'autre femelle, dont les gamètes redonneraient la forme B après copulation.

Dès 1930 après l'observation de nombreuses *Miliolina circularis* et *Eponides repandus* en reproduction, HOFKER change ses conceptions. Il abandonne l'hypothèse d'un dualisme des mégalosphériques dû à la sexualité et y substitue la notion de succession. Les trois formes B, A1, A2, deviennent trois « générations » d'un cycle : la seconde (mégalosphérique), née de la première par schizogonie donne naissance à la troisième (plasmodiosphérique) par le même procédé, cette dernière produit les gamètes dont la copulation ramènera au point de départ.

Pour HOFKER, un tel trimorphisme morphologique et biologique ne ferait que refléter les différences protoplasmiques et nucléaires existant entre les trois formes; différences dues en partie aux variations saisonnières du milieu ambiant.

A. — Le trimorphisme et la morphologie

Dans son travail de 1930 *a* sur les Foraminifères du Siboga, HOFKER déclare : « Aucun spécialiste de Foraminifères vivants ou fossiles ne doit être satisfait s'il n'a décrit au moins trois formes de la même espèce »

De fait, appliquant rigoureusement ce principe, l'auteur s'efforce dans ses diagnoses d'établir la trilogie B, A1, A2, ce qui l'amène à des rapprochements parfois inattendus. Par exemple (1930 a, p. 113) à propos de *Bathysiphon rufus* de Folin, il suggère que *Glomospira gordialis* (J. et P.), *Girvanella vagans* (Brady), et *Ammolagena clavata* (J. et P.) sont probablement les trois formes B, A1, A2 de cette même espèce. Une conception si singulière, étayée par de vagues analogies de composition des tests, est remarquable par son originalité, mais ne s'appuie sur aucune preuve embryologique ou cytologique. De tels raisonnements, loin de simplifier la systématique la compliquent et incitent dangereusement à accepter comme vérités des insinuations aussi peu contrôlées.

De l'avis même d'HOFKER l'ordre des tailles des générations A1 et A2 peut être inversé (il le démontre chez *Peneroplis* 1930 a, p. 142). Il admet également que plusieurs générations plasmodiosphériques puissent se succéder (chez *Calcituba*, *Miliolina*, 1930 a, p. 85); on peut donc être étonné avec TAN SIN HOK (1935, p. 175) qu'HOFKER tienne si peu compte de ces exceptions, et s'enferme dans une théorie aussi rigoureuse.

La statistique reste la méthode de choix pour tirer les conclusions utiles des dimensions de loges initiales. Encore faut-il mesurer assez d'individus. HOFKER (1930 a, p. 88) se contente de faire appel à 99 individus mégalosphériques d'*Eponides* (sans préciser ni l'origine de la collection, ni la présence ou l'absence du protoplasme dans les individus mesurés). Sa courbe résultante (p. 89) montre bien deux sommets à 20 μ et à 27 μ et l'auteur conclut que ces maxima représentent les pullulations des individus A1 et A2. Un biomètre averti conviendrait qu'une telle courbe n'est nullement bimodale et ne peut représenter sous aucun prétexte les fréquences de deux populations. En effet, les écarts numériques portent sur 2 à 4 unités, ce qui est de l'ordre des variations individuelles, [Comparer par exemple avec les graphiques si démonstratifs donnés par FÖYN (1936 a, pp. 12-13) en représentation des fréquences microsphériques et mégalosphériques de deux populations de *Discorbina vilardeboana* d'Orb. récoltées en janvier et juin.]

Afin de contrôler sur une espèce abondante et de loge initiale bien visible, l'existence ou non d'un trimorphisme morphologique, j'ai recueilli à quatre époques de l'année 1934 (février, mai, août et novembre) un certain nombre de *Planorbulina mediterraneensis* adultes. Tous les individus furent récoltés vivants, précision d'importance si l'on sait que la schizo-

TABLEAU II

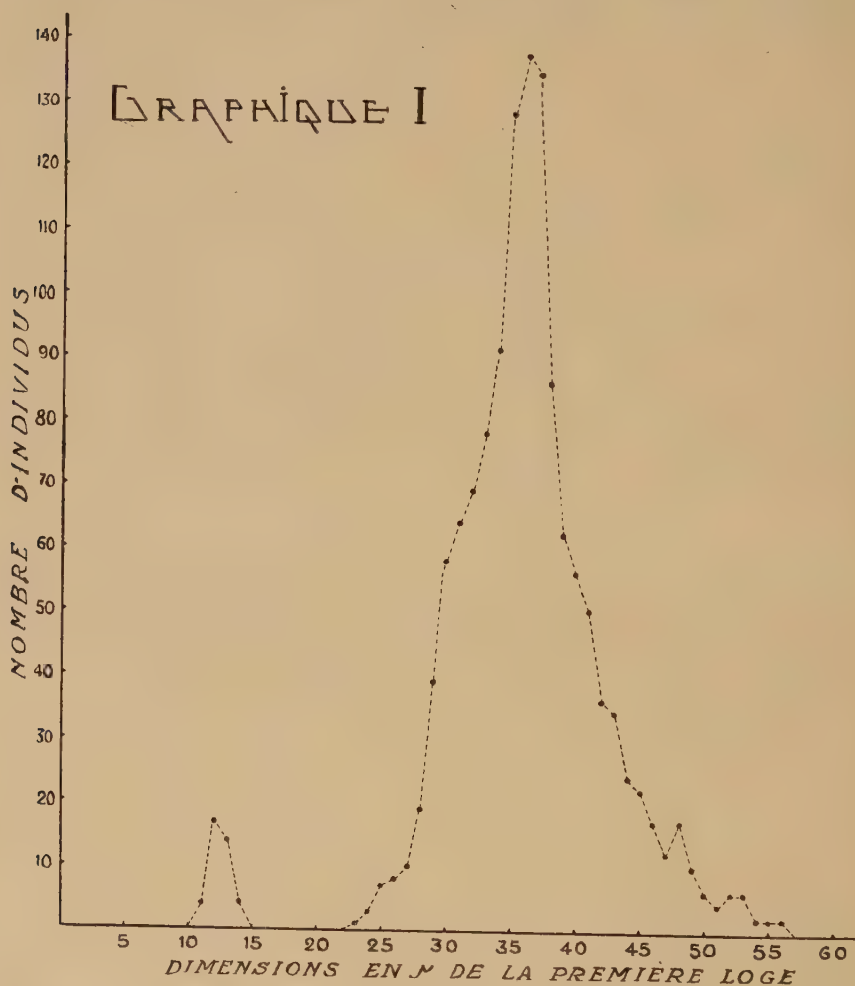
	DIMENSIONS EN μ DU PROLOCULUM	NOMBRE D'INDIVIDUS MESURÉS				
		FÉVRIER	MAI	AOUT	NOVEMBRE	ANNÉE
MICROSPH.	11	1			1	4
	12	11	1		5	17
	13	5	3	1	5	14
	14	1		1	2	4
MÉGALOSPHÉRIQUES	23				1	1
	24				1	3
	25	2	2	2	2	7
	26	3	2	1	2	8
	27	2	3	2	3	10
	28	3	7	3	6	19
	29	9	9	12	9	39
	30	17	14	12	15	58
	31	20	13	16	15	64
	32	21	17	14	17	69
	33	23	19	16	20	78
	34	25	24	18	24	91
	35	32	26	35	35	128
	36	36	28	37	36	137
	37	36	32	34	32	134
	38	24	21	24	17	86
	39	11	12	23	16	62
	40	10	10	22	14	56
	41	9	7	21	13	50
	42	6	7	16	7	36
	43	7	6	12	9	34
	44	4	5	10	5	24
	45	4	6	8	4	22
	46	3	5	6	3	17
	47	2	3	6	1	12
	48	2	5	8	2	17
	49	1	4	4	1	10
	50	1	3	2		6
	51		2	2		4
	52	1	3	2		6
	53		2	3	1	6
	54		1	1		2
	55		1	1		2
	56			2		2
		334	303	378	324	1.339

gonie de cette espèce s'accompagne de la destruction du test maternel¹.

1. Quand, dans l'espèce utilisée en statistique, la schizogonie est extrathalame (*Polystomella*) la fréquence relative des tests vides intacts sur le fond est identique à celle des individus vivants; on peut alors s'adresser indifféremment aux uns ou aux autres. Mais de nombreuses espèces sont caractérisées comme *Planorbulina* par une schizogonie intrathalame accompagnée de nécrose du test maternel. Les statistiques obtenues avec les tests vides de ces espèces sont entachées d'erreur; toute une catégorie d'individus (les schizontes ayant achevé leur évolution normale) échappent au récolement; seuls sont recueillis ceux qui, pour une cause fortuite, décédèrent avant la schizogonie. Ce fait expliquerait partiellement la rareté en formes microsphériques de certaines populations de tests vides actuels ou de gisements fossiles.

Ajoutons aussi que pour éviter les facteurs locaux de variation toutes les prises proviennent du même endroit : herbier de *Posidonia* devant la station de Villefranche.

Les tests décollés du support végétal, furent montés au baume de



GRAPHIQUE I. Courbe de fréquence de *Planorbulina mediterraneensis*; population répartie sur une année.

Canada après avoir séjourné assez longtemps dans une solution diluée d'hypochlorite qui les débarrassa complètement de leur protoplasme; ce traitement les rend parfaitement transparents. Les mesures faites au grossissement 650 avec l'objectif sec Seibert 5 1/2 et l'oculaire micrométrique Seibert 10 X sont résumées dans le tableau II groupant les dimen-

sions de 1.300 mégalosphériques et 39 microsphériques. L'approximation est à 1 μ près, et le chiffre indiquant le diamètre des premières loges mégalosphériques est obtenu par la demi-somme des deux diamètres principaux.

L'examen comparatif des colonnes de février, mai, août et novembre indique une prépondérance l'hiver et une raréfaction l'été des microsphé-



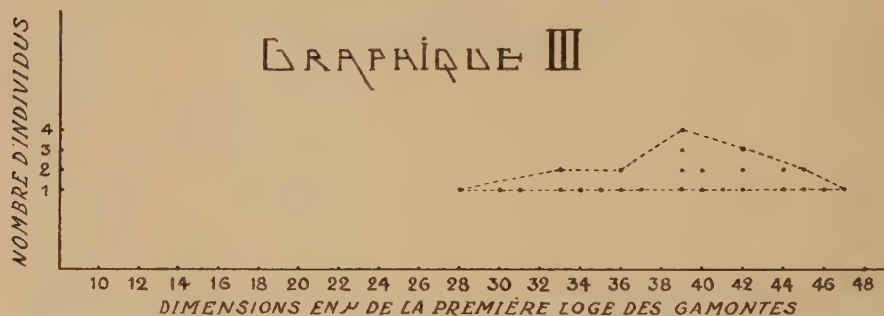
GRAPHIQUE II. Corrélations entre la taille de la première loge des embryons et celle des parents; lot de 38 schizontes de *Planorbulina mediterraneensis* pris à la fin de la reproduction.

riques; mais, en ce qui concerne les mégalosphériques, il n'y a jamais qu'un seul maximum pour un proloculum de 35 à 37 μ .

Le graphique I représente la courbe de fréquence obtenue en totalisant les quatre populations saisonnières. Elle est bimodale ou plus exactement, formée de deux portions unimodales; la première comprise entre 11 μ et 15 μ (maximum 12 μ) se rapporte aux microsphériques et la seconde comprise entre 23 μ et 56 μ (maximum à 36 μ), aux mégalosphériques. Un « trou » existe entre 15 μ et 22 μ ; pour ces valeurs, aucune Planorbu-

line n'a été trouvée. Cette espèce a des proloculus nettement différents; aucune confusion ne peut avoir lieu à cet égard¹.

Si on analyse enfin la portion de courbe consacrée aux mégalosphériques, son allure régulière permet d'éliminer d'emblée l'hypothèse d'un dualisme de tests caractérisés chacun par un diamètre différent de la loge initiale. Le trimorphisme morphologique n'existe donc pas sur les tests adultes de *Planorbulina mediterraneensis*.



GRAPHIQUE III. Répartition de la première loge de 26 gamontes de *Planorbulina mediterraneensis* pris après l'émission des gamètes.

Cette preuve suffirait, mais j'ai voulu pousser la vérification plus avant. Au cours de mes récoltes de Planorbulines j'ai obtenu assez de schizontes en fin de schizogonie pour me permettre d'en sacrifier quelques-uns. Dans 38 cas (graphique II) j'ai mesuré par les mêmes méthodes la loge initiale du parent et établi la dimension moyenne de la première chambre des embryons. Pour les premiers, dont les proloculus varient de 12 à 14 µ, les diamètres de la première chambre des embryons s'échelonnent entre 31 µ et 54 µ sans qu'on puisse former deux groupes. Pour les seconds (parents mégalosphériques) dont les premières loges varient de 27 à 44 µ², les tailles de chambre initiale des embryons se répartissent entre 31 µ et 52 µ sans qu'on puisse, là non plus, trouver deux groupes. Les embryons sont identiques, quelle que soit la nature du parent, et de nouveau, le critérium trimorphique se trouve complètement en défaut³.

1. Chez certaines espèces de *Discorbina* les mesures n'indiquent même pas de discontinuité entre les tailles des loges initiales microsphériques et mégalosphériques. D'après les travaux de MYERS 1933 ce fait semblerait s'expliquer par la nature particulière des microsphériques nées de la copulation de gamètes amiboïdes ou flagellés (?) de grande taille.

2. Au début de mes recherches (1934) j'étais arrivé à des résultats moins généraux. Un nombre insuffisant d'animaux en schizogonie ne m'avait fourni que les chiffres extrêmes laissant supposer l'existence de deux sortes d'individus mégalosphériques.

3. Les tailles des parents mégalosphériques paraissent sensiblement plus faibles que celles des embryons mégalosphériques; ce fait est dû à l'épaississement interne du test pendant la croissance.

Enfin, pour compléter cette investigation j'ai mesuré la taille de la première loge de 26¹ individus ayant donné des gamètes. (Formes A2 au sens d'HOFKER). Les tailles se répartissent entre 28 μ et 48 μ (graphique III) et correspondent aux tailles des parents mégalosphériques générateurs d'embryons.

Chez une forme mégalosphérique de *Planorbulina mediterraneensis* d'Orb. la seule mesure de la première loge ne donne pas plus d'indication sur la nature du parent qui lui a donné naissance que sur le résultat final de sa propre évolution.

B. — Le trimorphisme et la cytologie

Il faut bien reconnaître que si le mérite de la création du terme « trimorphisme » revient entièrement à HOFKER, le phénomène était connu longtemps avant lui. LISTER (1895, pp. 425-428), RHUMBLER (1911) avaient signalé des cas de schizogonie où la nature mégalosphérique du parent était hors de doute. Si LISTER considère les noyaux multiples des formes mégalosphériques comme anormaux, RHUMBLER pense au contraire que les générations surnuméraires mégalosphériques plurinucléées font partie du cycle des espèces où leur présence est constatée. Mais sur la possibilité d'une distinction morphologique entre les différentes générations mégalosphériques, ce dernier auteur déclare (p. 292) qu'on pourrait très difficilement spécifier d'après le test, de quelle génération il s'agit; seul, un examen des noyaux établirait exactement une nature plasmodiosphérique. HOFKER reprend cette idée et cite par exemple le cas d'*Eponides repandus* (F. et M.) (1930 a, p. 93, note 1) où les mégalosphériques A1 sont caractérisées par l'absence de chromidium tandis que les embryons plasmodiosphériques A2 ont un chromidium mais pas de noyau; ce dernier apparaîtrait au cours de la croissance. L'opposition nucléaire paraît irréductible et le fait sujet à caution. Dans les nombreux cas de schizogonie que j'ai pu observer, les processus étaient semblables, quel que soit le parent microsphérique ou mégalosphérique, et les embryons des deux générations identiques dans leur protoplasme comme dans leur noyau (voir *Planorbulina*, p. 211). Je n'ai jamais rencontré des stades de chromidium diffus remplaçant un noyau absent, même chez *Polysto-*

1. Les graphiques II et III portant respectivement sur 38 et 26 cas ne prétendent pas donner toutes les tailles relatives des loges de schizontes, embryons et gamontes; ils indiquent plutôt un ordre de grandeur qui suffit à la démonstration.

mella crispa (voir p. 284) où la notion était cependant devenue classique après les observations insuffisantes de SCHAUDINN (1903).

Toujours dans le même travail (1930 a, p. 83) HOFKER fait par contre sur *Miliolina circularis* des constatations très différentes. Il assiste à la formation de jeunes plasmodiosphériques aux dépens de parents mégalosphériques, trouve chez les embryons un noyau parfaitement défini, quelquefois même deux noyaux, et ne signale le chromidium qu'à un stade plus avancé de la croissance.

Des observations cytologiques aussi contradictoires fournissent la meilleure preuve de l'inanité du critérium utilisé.

C. — Le trimorphisme et le « Polymorphisme initial »

Depuis longtemps les paléontologistes et les zoologistes ont constaté dans le cadre de l'espèce que certaines formes microsphériques montrent au cours de leur croissance une succession de stades différents dans l'organisation des loges internes tandis que les formes mégalosphériques à petit proloculum « sautent » quelques-uns des stades, et que les mégalosphériques à grand proloculum acquièrent d'emblée les caractères de l'adulte.

HOFKER assimile les différentes formes mégalosphériques trouvées à des générations plasmodiosphériques. Cette interprétation séduisante prend toute son importance en Paléontologie, mais des géologues l'ont fortement critiquée (TAN SIN HOK 1935). Ce dernier montre à propos des Cycloclypéides que les nombreuses populations caractérisées chacune par une taille de proloculum et un nombre de loges annulaires bien déterminées, pouvaient s'expliquer à l'aide de mutations successives au cours de l'évolution géologique et l'espèce. Mais si la Paléontologie échelonne ses renseignements sur des durées énormes, interdites au biologiste, il ne faut pas perdre de vue qu'un échantillon géologique est très différent d'une population vivante de Foraminifères; les conclusions tirées de part et d'autre sont difficilement comparables.

Dans l'analyse de l'interprétation d'HOFKER on relève malheureusement deux contradictions formelles qui valent d'être citées. Il écrit (1930 a, p. 98) :

« In most cases I found, that the characteristics of forma A2 showed more resemblance with the microspheric generation (B), than those of A1. The remarkable fact that the microspheric form has more « primitive » characteristics than the megalos-

spheric one (which was already known to students of Foraminifera), gave rise to the idea, that A2 was also more « primitive » than A1».

Et page 101 :

« In microspheric as well as in megalospheric forms with small proloculum (A1) we have seen, that the nuclear stages are nearly the same. So we can take it for granted that the densities of the protoplasm in these two stages are nearly equal. The shape of the chambers, if outer circumstances would be the same, will be also identical. This is the reason why those stages resemble each other so much, as I had opportunity enough to state, when describing the different species of the Sibogamateriel or those from the senonian of Maestricht ».

Le lecteur n'a même pas la possibilité de se rallier aux idées de la seconde citation, plus logique, et de supposer que l'inversion du sens de la première est due à une « coquille typographique » puisqu'HOFKER cite *Peneroplis pertusus* où la bouche de la forme B présente trois stades successifs : dendritée, deux rangées de pores, une rangée ; tandis que la forme A1 (à grand proloculum née de B) est toujours dendritée et que la forme A2 (à proloculum moins grand, née de A1) dendritée chez le jeune présente deux rangées de pores chez l'adulte. D'après l'homologie nucléaire et protoplasmique invoquée chez les formes B et A1, cette dernière, et non la forme A2 devrait posséder deux rangées de pores buccaux chez l'adulte.

Les digressions trimorphiques portent en général sur trois caractères : la taille de l'appareil embryonnaire, la taille des loges successives et leur organisation.

Il semble bien, dans le mode d'organisation des loges d'un Foraminifère mégalosphérique, qu'il faille considérer deux régions bien distinctes ; d'une part la ou les loges embryonnaires formées par le sarcode maternel, que celui-ci soit resté dans le test ou sorti à l'extérieur, et d'autre part les loges suivantes construites en mer libre. Les conditions dans lesquelles se sont formées ces deux portions sont très différentes. Le volume du proloculum ou plus généralement de l'embryon, est défini à la schizogonie et dépend presque exclusivement du rapport :

$$\frac{\text{volume du protoplasme maternel}}{\text{nombre de noyaux-fils}}$$

On conçoit déjà toutes les possibilités nées de la combinaison des deux facteurs mais on ne voit pas de quelle façon interviendrait efficacement les agents externes dans cette phase du cycle (comme l'affirme HOFKER 1930 a, p. 100).

Par contre, dans la taille des loges successives formées en mer libre,

entrent en jeu un facteur génétique spécial à l'espèce considérée, constant, et deux facteurs physiques variables : tension superficielle du protoplasme et du milieu ambiant, dépendant des conditions extérieures. En fait, si on établit la comparaison entre deux lots de jeunes individus vivants, de la même espèce, possédant un appareil embryonnaire de même grandeur, mais récoltés l'un en automne, l'autre au printemps, on constate que les variations dans l'arrangement des loges ne sont pas plus importantes entre les deux lots qu'entre les individus de chaque population. Les modifications saisonnières du milieu ambiant (température, salinité, densité, etc.) de trop faible amplitude dans nos mers tempérées pour changer le type de croissance, sont donc à négliger.}

Puisque ni la place dans le cycle, ni l'influence des conditions extérieures ne suffisent à expliquer la complexité plus grande dans l'arrangement des chambres internes chez les individus à petites loges initiales, pourquoi ne pas en rechercher la cause dans la taille même de la loge initiale ou de l'appareil embryonnaire ?

Dans la construction d'une loge d'ordre quelconque ce qui semble importer le plus n'est pas tant l'organisation des loges précédentes, que la masse protoplasmique existant dans ces chambres. Prenons par exemple, deux individus de la même espèce (*Planorbulina mediterraneensis* d'Orb.) l'un microsphérique (proloculum $12\ \mu$ de diamètre) l'autre mégalosphérique ($48\ \mu$). La loge XVII du premier et la loge VI du second ont à peu près le même volume interne ($22.00\ \mu^2$) et les portions précédant les chambres considérées sont aussi de même capacité approximative ($75.000\ \mu^3$). Des observations identiques peuvent résulter des figures de SCHLUMBERGER (1891) sur les Miliolles, ou des courbes de RHUMBLER (1911, p. 187) concernant les mêmes espèces. On aboutit à des conclusions analogues à celles de VAN ITERSOM (1907, p. 318) que chez les Foraminifères à croissance régulière le volume d'une loge quelconque est proportionnel à la quantité de protoplasme occupant les loges pré-existantes, quel que soit le nombre des loges et la forme considérée. L'argument est valable pour la loge II, déjà biloculine d'une *Biloculina* mégalosphérique dont le proloculum atteint parfois $400\ \mu$ de diamètre. Pour un tel volume protoplasmique initial, la forme microsphérique de la même espèce en est à la chambre XII et les stades transitoires quinqueloculins et triloculins sont dépassés. Par contre, un embryon mégalosphérique de $150\ \mu$ de diamètre (presque 20 fois plus petit que celui de $400\ \mu$) contient autant de protoplasme que les 8 premières loges de la forme B et orga-

nisera ses trois premières chambres sur le type triloculin, pour devenir biloculin à la quatrième.

Si, au lieu de considérer chez les microsphériques les modes successifs d'organisation des loges comme la récapitulation de l'histoire géologique de l'espèce, on accepte l'idée plus simple que cet arrangement est spécifique et représente le type stable, possesseur du maximum de caractères morphologiques, on pourra écrire :

Lorsqu'un embryon mégalosphérique de taille quelconque commence une vie libre et s'accroît, ses loges consécutives s'organisent approximativement sur le mode de celles qui succéderaient chez la forme microsphérique à une portion initiale de même volume plasmatique. »

Les possibilités constructives échues à l'ectoplasme paraissent identiques chez tous les individus d'une même espèce et tout semble se ramener à un facteur protoplasmique quantitatif. Aux petites singularités telles que : test plus aplati ou plus bombé, constatées chez les formes n'appartenant pas à la même génération, on pourrait trouver des explications physiques plausibles (RHUMBLER 1911, pp. 298 et 312); mais il est inutile de s'attarder plus longuement sur des points de vue aussi théoriques, qu'il suffise seulement de constater le peu de solidité de la théorie trimorphique.

D. — Conclusions

Sans douter de la bonne foi d'HOFKER, en acceptant même avec la plus grande tolérance toutes les conclusions tirées de l'étude de son matériel de Foraminifères, nos résultats indiquent malgré tout que la règle du trimorphisme morphologique et embryologique ne trouve pas, chez d'autres espèces, sa plus petite application.

De telles contradictions montrent seulement qu'on ne peut enfermer le cycle d'un groupe aussi polymorphe dans une loi étroite et précise, et accepter sans discussion l'existence chez une espèce quelconque des trois générations B, A1, A2, obligatoirement successives, caractérisées chacune par une loge initiale et un système nucléaire bien déterminés.

Le nom du trimorphisme peut être conservé si on modifie profondément sa signification actuelle en se rapprochant des conceptions de RHUMBLER. Le terme prenant un sens général strictement biologique n'indique plus un nombre de générations successives mais plutôt la possibilité de trouver chez les Foraminifères, trois sortes d'individus; des

schizontes microsphériques, des schizontes mégalosphériques et des gamontes mégalosphériques.

Seuls, des élevages doublés d'études cytologiques permettront d'affirmer dans le cadre de l'espèce et les conditions de l'expérience, l'existence des trois sortes d'individus, l'origine et l'évolution de chacun d'eux.

Il faut surtout se méfier de l'analyse morphologique brutale des populations de tests vides ; elle est et reste notoirement insuffisante pour tirer des conclusions biologiques précises sur un cycle.

VI. — LE CYCLE

A. — Éléments du cycle

Le cycle, dépouillé des complications d'HOFKER apparaît avec toute la simplicité que lui avaient déjà reconnue les anciens auteurs. Nous sommes très loin des évolutions tortueuses des Sporozoaires ou de certains Ciliés parasites ; ici deux formes presque du même galbe : l'une née de la copulation de deux gamètes, l'autre issue d'un embryon formé asexuellement, alternent suivant des combinaisons réduites.

Mais la vieille notion de correspondance du dualisme morphologique (forme microsphérique et forme mégalosphérique) et du dualisme cytologique (forme plurinucléée et forme mononucléée) mérite d'être quelque peu révisée à la lumière des dernières recherches. Il est évident qu'on ne peut l'étendre aux Monothalamas pour deux raisons : la première d'ordre morphologique est qu'il n'existe ni « microsphère » ni « mégalosphère », mais deux tests uniloculaires semblables ; la seconde d'ordre cytologique est que les individus de destinées pourtant différentes sont mononucléés et identiques pendant toute leur existence végétative (*Iridia*, p. 178). Même chez les formes à tests dimorphiques, si les individus mononucléés sont toujours mégalosphériques, il n'en est pas de même des plurinucléés : les uns sont microsphériques et les autres mégalosphériques (*Planorbulina*, p. 230). Les exemples nombreux de LISTER (1985), WINTER (1907), RHUMBLER (1911), HOFKER 1930) l'avaient abondamment prouvé avant nos recherches.

Chez certaines Discorbines (*Discorbina orbicularis*) le proloculum est grand (ce seraient alors des mégalosphériques et le noyau unique confirmerait cette hypothèse) mais, en fin de période végétative ce noyau

solitaire se divise un petit nombre de fois et les spécimens donnent naissance à des embryons dont le développement répète celui des parents. On serait alors en présence d'individus mégalosphériques par le test et le nombre des noyaux, mais microsphériques par l'évolution nucléaire, ce qui n'a plus grande signification.

Enfin, nous avons vu que chez *Patellina corrugata* (p. 245) espèce dimorphique par excellence, les relations métriques des loges initiales doivent être inversées pour correspondre aux relations nucléaires : la forme « microsphérique » par ses noyaux et son évolution a le plus grand proloculum et la forme « mégalosphérique » le plus petit.

Toutes ces entorses au dimorphisme morphologique doivent donc faire admettre que la notion de forme microsphérique (forme B de certains auteurs) et de forme mégalosphérique (forme A), utile au paléontologiste et à l'« amateur de coquilles » ne correspond à rien de précis en biologie et en cytologie. Un Foraminifère quelconque n'est défini ni par son test ni par le nombre de ses noyaux végétatifs, mais par son évolution nucléaire. On est ainsi conduit à une autre notion, celle du dimorphisme biologique entre schizontes et gamontes : l'évolution du schizonte conduit aux embryons et celle du gamonte aux gamètes.

Chez les Polythalamies (représentant la majorité de la faune) deux sortes de schizontes peuvent se présenter : les microsphériques (B) et les mégalosphériques (A1); tous deux donnent naissance à des embryons identiques dont on ne peut rien affirmer de la destinée, mais tandis que les premiers tirent leur origine d'un zygote, les seconds dérivent d'un embryon. Le gamonte lui, toujours mégalosphérique (A2), n'est que l'aboutissement d'une croissance végétative d'embryon accompagnée d'évolution nucléaire gamogonique.

B. — Durée du cycle

Les quelques observations se rapportant au cycle ne concernent que des formes soit de mer tempérée froide (mer du Nord), soit de mer tempérée chaude (Méditerranée) subissant inégalement l'alternance des influences saisonnières¹. En exceptant les petites formes spécialisées dont il sera question plus loin, le cycle des espèces dimorphiques se boucle

1. La comparaison des développements de certaines espèces universellement dispersées prises à des latitudes différentes permettrait de déterminer en valeur absolue l'influence des facteurs externes et saisonniers.

approximativement dans l'année et les phases s'accordent grossièrement avec les saisons.

L'hiver et le début du printemps sont les périodes d'abondance des schizontes qui jouent ainsi le rôle de formes de résistance pendant la saison froide. HOFKER (1930 b) trouve les populations hivernales de *Rotalia beccarii* var. *flevensis* du Zuiderzée uniquement¹ composées de microsphériques, tandis que les récoltes printanières ne fournissent que des formes A1 nées des précédentes. Mais à Villefranche, aux mêmes époques, les formes B et A1 de *Planorbulina mediterraneensis* sont représentées également mais ne constituent que 12 p. 100 (chacune 6 p. 100) des populations; tous les autres individus sont des gamontes à divers stades de l'évolution.

L'été et le début de l'automne voient chez *Planorbulina mediterraneensis* la même proportion de gamontes en gamogonie (10 p. 100 environ des récoltes journalières) mais on retrouve encore quelques schizontes (1 p. 100). Au contraire, HOFKER ne signale dans son matériel du Zuiderzée aucun individu microsphérique à cette période de l'année.

Ainsi, dans les mers septentrionales où les écarts importants des températures estivales et hivernales établissent deux saisons bien tranchées, le cycle semble très subordonné à la température. Cette influence devient plus faible bien qu'encore perceptible dans les eaux plus méridionales où l'hiver n'est jamais très froid; elle disparaît probablement dans les mers de faible latitude; on trouverait alors à toute époque le même pourcentage relatif de schizontes et gamontes; bien que la disparition de l'influence saisonnière froide modifie et raccourcisse probablement la durée d'un cycle complet.

Pour les grandes espèces de mers profondes nous n'avons aucune idée de la durée du cycle (en supposant qu'il y en ait un) mais il est probable qu'un *Bathysiphon filiformis* adulte a mis plus d'un an à construire son tube dépassant parfois 50 mm.; la longévité végétative de ces formes se confirmerait par l'examen des récoltes: il ne s'en trouve jamais en reproduction et les individus très jeunes sont inconnus ou rarissimes.

Par contre certains cycles courts nous sont plus familiers. La révolution de celui de *Patellina corrugata*, espèce typiquement dimorphe, demande quarante jours à la température de 21° C. (MYERS 1935 a): vingt-cinq jours pour la croissance et la reproduction du schizonte, quinze pour celles du

1. Les dénombrements d'HOFKER semblent un peu théoriques et doivent outrepasser la réalité.

gamonte. Celui de *Spirillina vivipara* Ehr. (MYERS 1936) demande encore moins de temps et peut se boucler au minimum en dix-huit jours.

Chez *Discorbina orbicularis* il n'y a que des schizontes; j'en ai suivi huit générations successives sans voir apparaître de gamogonie, le gamonte aurait donc disparu et le cycle se ramènerait à la répétition asexuée d'une même forme. Le diamètre de la première loge des parents comme celui des embryons varie autour d'une valeur moyenne de 25 μ ; le jeune sort triloculé du kyste maternel (p. 287) et l'adulte, à 17° C, entre en reproduction après la construction de la douzième ou treizième chambre. Les générations se répètent toutes les six ou sept semaines, voici l'intervalle entre deux d'entre elles (souche VI, octobre-novembre 1936, moyenne de 10 embryons) :

Sortie des embryons.....	7 octobre		3 loges
	8 —		4 —
	10 —		5 —
	13 —		6 —
	16 —		7 —
	19 —		8 —
	23 —		9 ou 10 loges
	28 —		10 — 11 —
	3 novembre.....		11 — 12 —
Adultes.....	10 —		12 — 13 —

C. — Interprétation morphologique et générale du cycle

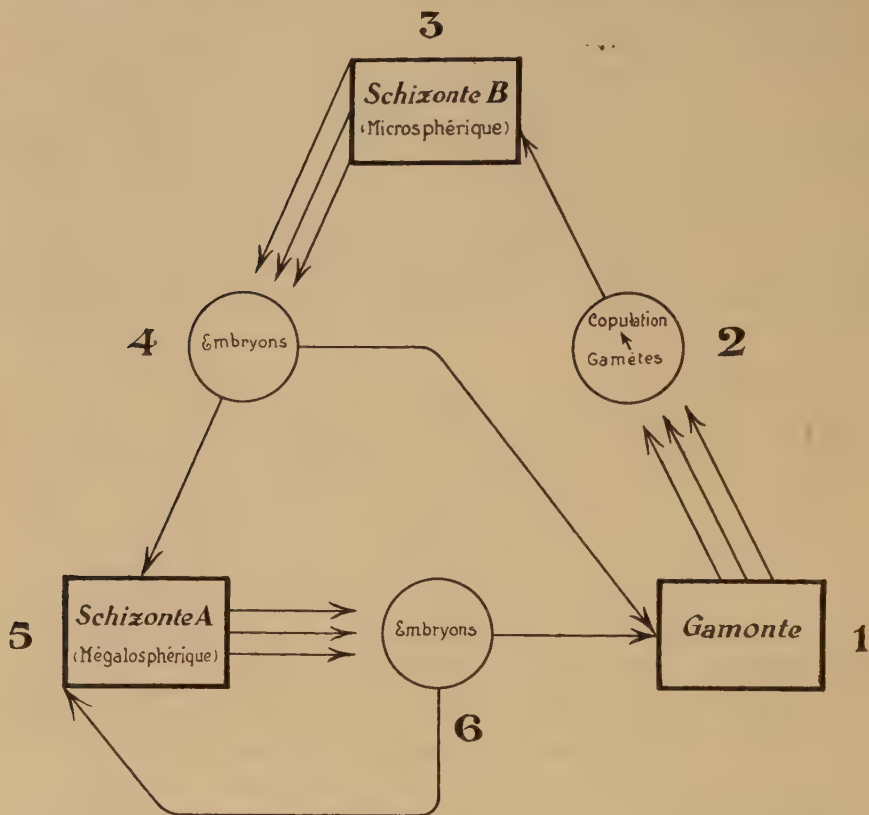
Si HOFKER a poussé trop loin sa généralisation trimorphique, ses idées auront du moins pour résultat heureux de souligner l'importance occasionnelle des schizontes surnuméraires.

Mais certains cycles en sont totalement dépourvus (*Patellina corrugata*) et se bornent à l'alternance de deux formes : gamonte et schizonte (cette dernière microsphérique ou considérée comme telle chez les Polythalamies), le cycle est alors dimorphique (tableau schématique, *a*).

On peut concéder à HOFKER que certaines espèces (*Rotalia beccarii* var. *flevensis*) présentent obligatoirement la génération supplémentaire A1. le cycle complet nécessite la succession des trois formes : gamonte, schizonte (microsphérique) et schizonte (mégalosphérique) et devient holotrimorphique (tableau schématique, *b*).

Le cas le plus général est réalisé par l'apparition accidentelle de quelques schizontes mégalosphériques A1 (*Planorbulina mediterraneensis*,

Polystomella crista) sous l'influence de facteurs encore peu connus; le développement de ces espèces peut être nommé : cycle paratrimor-



- a). Cycle dimorphique.....1→2→3→4
- b). Cycle holotrimorphique.....1→2→3→4→5→6
- c). Cycle paratrimorphique.....1→2→3→4→5→6
- d). Cycle apogamique.....5→6

TABLEAU SCHÉMATIQUE. Diagramme illustrant les possibilités cycliques chez les Foraminifères.

phique (Tableau schématique, c) et réalise le maximum de complication.

Enfin la reproduction des petites formes comme *Discorbina orbicularis* uniquement composées de schizontes peut prendre le nom de cycle apogamique (Tableau schématique, d).

Une combinaison reste encore possible (du moins théoriquement) c'est un cycle composé uniquement de gamontes qui seraient nécessairement des microsphériques chez les Polythalamés. Cette supposition est contredite par les faits : aucune forme B n'a jamais donné naissance à des gamètes. A défaut d'élevage, l'analyse des populations rend l'existence d'un tel cycle improbable ; il suffit de comparer l'abondance des formes mégalosphériques à la rareté des formes microsphériques. La schizogonie reste donc le procédé de dispersion le plus efficace chez les Foraminifères. Par le grand nombre des individus formés, elle compense les difficultés de copulation des gamètes et représente peut-être le mode originel de reproduction, au même titre que la division des Ciliés.

Les modifications du cycle ont lieu par intercalation de schizontes ou suppression de gamontes, mais jamais par les procédés inverses, et les petites formes apogamiques à développement rapide et uniquement asexué auraient conservé un caractère primitif. L'apparition de générations asexuées supplémentaires serait une réminiscence ancestrale chez les espèces où la sexualité s'est installée à demeure.

RÉSUMÉ D'ENSEMBLE

Mes observations ont porté principalement sur trois espèces très différentes par la biologie, la position systématique et le mode de reproduction, et je n'ai fait allusion aux recherches concernant les autres formes que dans la mesure où il y avait intérêt à les faire intervenir comme point de comparaison. Malgré le peu de types étudiés, le développement des Foraminifères semble témoigner d'une certaine unité. Je crois avoir mis en valeur quelques phénomènes communs à tous ces Rhizopodes ou tout au moins à une grande partie d'entre eux.

1. Au point de vue morphologique, la notion classique de forme microsphérique (B) et de forme mégalosphérique (A) n'a de valeur que dans un nombre restreint d'espèces supérieures : celles chez lesquelles la reproduction sexuée existe et donne naissance à des gamètes flagellés. Dans tous les autres cas, ou bien elle est inversée ou bien les deux sortes de formes ne peuvent se distinguer l'une de l'autre.

2. Au point de vue biologique, à ce dualisme morphologique ne correspond pas obligatoirement un dualisme évolutif ou une alternance impérative. Si les formes microsphériques donnent toujours naissance à des embryons, les formes mégalosphériques produisent généralement

des gamètes mais parfois aussi d'autres embryons identiques à ceux dont elles dérivent. HOFKER a donné à ce phénomène le nom de « Trimorphisme » et a voulu prouver dans le cycle de tous les Foraminifères l'existence des deux formes mégasphériques : la première schizogonique (A1) née de parent microsphérique, la seconde gamogonique (A2) dérivée de la première. Cette apparition de formes mégasphériques surnuméraires entre les deux phases du cycle est généralement accidentelle et la cause n'en a pu être précisée.

3. Au point de vue cytologique les formes microsphériques et les formes mégasphériques sont loin de correspondre dans toutes les espèces respectivement aux individus plurinucléés et mononucléés. Dans une première exception, conséquence du trimorphisme, les formes mégasphériques à évolution schizogonique sont plurinucléées. Une seconde exception résulte du fait que les deux formes de nombreux Foraminifères inférieurs sont mononucléées pendant toute la croissance et ne s'orientent vers la schizogonie ou la gamogonie qu'à la fin de la période végétative.

4. Il semble qu'on doive sinon abandonner cette notion du dimorphisme morphologique, plus paléontologique que zoologique, tenant seulement compte du mode de formation des individus considérés, du moins la compléter, chaque fois qu'on le peut, par celle de schizontes et de gamontes, les premiers générateurs d'embryons et les seconds de gamètes.

5. La schizogonie ou formation asexuée d'embryons est la phase la plus constante du cycle. C'est aussi celle qui manifeste le plus d'unité à travers les multiples cas d'espèces. Les embryons se forment soit à l'intérieur du test maternel, soit à l'extérieur après sortie en masse du plasma plurinucléé. Un noyau bien défini se retrouve à toutes les époques de la schizogonie à l'encontre de certaines opinions anciennes, devenues pourtant presque classiques. Les jeunes ont de 1 à 5 loges à la naissance et leur galbe spécifique est dû uniquement à l'ectoplasme embryonnaire qui modèle les loges et sécrète le test au sein même du cytoplasme maternel.

6. La gamogonie ou production de gamètes sexués est la phase la moins constante et la plus variable dans ses détails. Elle peut même faire complètement défaut chez certaines espèces. Dans la presque totalité des cas, les gamètes sont nombreux, minuscules (quelques μ) pourvus de deux flagelles inégaux, acronématés, et peuvent mener une vie libre assez

longue avant de copuler. Les chapitres consacrés aux phases ultimes de la gamogonie sont entièrement nouveaux; ils montrent que les gamètes flagellés ne proviennent pas d'une lobulation directe du cytoplasme autour des derniers noyaux générateurs mais résultent des divisions de cellules indépendantes, les gamétocytes, au même titre que les spermatozoïdes, dérivent de spermatogonies. Ces processus finaux accompagnés de poussée et de division des flagelles s'étendent avec une remarquable identité à *Gromia* et aux Acanthaires. Dans un petit groupe de formes très spécialisées (espèces plastogamiques) les gamètes gros et amiboïdes, se forment en petit nombre dans un kyste constitué par la réunion de deux ou plusieurs gamontes et y copulent immédiatement.

7. Les divisions nucléaires, tant schizogoniques que gamogoniques, semblent largement influencées par la quantité de chromatine contenue dans le noyau. Le mode de division est dinomitotique; le type le plus pur se rencontre dans les mitoses gamogoniques de toutes les espèces et précise la parenté du groupe avec les Péridiniens et les Radiolaires.

8. Chez les espèces plastogamiques, à chromatine abondante, la première mitose gamogonique affecte la totalité de la masse nucléaire. Chez toutes les autres, l'évolution montre une grande analogie avec la gamogonie des Sporozoaires: le noyau végétatif du gamonte dégénère à la maturité et libère dans le cytoplasme un micronoyau générateur (visible chez les espèces inférieures, invisible par les techniques usuelles chez les espèces supérieures), origine de toute la chromatine des gamètes. L'hypothèse d'un chromidium générateur doit donc être complètement abandonnée.

9. Les divisions schizogoniques affectent toujours la totalité des noyaux. Il en résulte un type dinomitotique aussi parfait qu'au cours de la gamogonie chez les espèces à chromatine abondante (*Patellina*); sur ce matériel favorable j'ai même pu observer des structures chromosomiales doublement spiralées identiques à celles décrites dans les cellules somatiques de certains végétaux et animaux supérieurs. Dans la généralité des autres espèces la mitose schizogonique est d'autant plus aberrante que le noyau contient moins de chromatine; si elle ressemble encore à quelques divisions nucléaires péridiniennes chez les formes inférieures, elle est complètement dégradée chez les formes supérieures et confine à l'amitose.

AUTEURS CITÉS

1910. AWERINZEW (S.). Ueber *Gromia dujardini* M. Sch. (Zool. Anz. Bd. XXXV, pp. 425-427.)
1880. BARANETSKY (J.). Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. (Bot. Zeitg., Bd. XXXVIII, pp. 241-296.)
1922. BĚLAŘ (K.). Untersuchungen an *Actinophrys sol* Ehrenberg. I. Die Morphologie des Formwechsels. (Arch. für Protistenk. Bd. XLVI, pp. 1-96.)
1926. — Der Formwechsel der Protistenkerne. (Ergeb. u. Fortschr. d. Zool. Bd. VI, pp. 1-420.)
1909. BORGERT (A.). Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha*, II Teil. (Arch. für Protistenk. Bd. XIV, pp. 134-263.)
1905. BRANDT (K.). Beiträge zur Kenntniss der Colliden. (Arch. für Protistenk. Bd. VI, pp. 245-271.)
1884. BRADY (H. B.). Report of the scientific results of the exploring voyage of H. M. S. « Challenger ». (Foraminifera, Zoology. Vol. IX Text, Vol. IX Plates.)
1880. BUTSCHLI (O.). Protozoa. Bronn's Tierreich, Bd. I.
1883. CARPENTER (W. B.). Report on the specimens of the genus *Orbitolites* collected by H. M. S. « Challenger » during the years 1873-1876. (Vol. VII, Part. XXI.)
- 1910 a. CHATTON (E.). Protozoaires des branchies des Labres : *Amœba mucicola* Chatton, *Trichodina labrorum* n. sp. Appendice : Parasite des Trichodines. (Arch. Zool. exp. gén. [5]. Vol. V, pp. 239-266.)
- 1910 b. — La structure du noyau et la mitose chez les Amœbiens. Faits et Théories. (Ibid. [5]. Vol. V, pp. 267-337.)
1920. — Les Péridiniens parasites. Morphologie, reproduction, éthologie. (Ibid., Vol. LIX, pp. 1-475.)
1921. — Sur un mécanisme cinétique nouveau : la mitose syndinienne chez les Péridiniens parasites plasmodiaux. (C. R. Acad. Sc. Paris. T. CLXXIII, pp. 859-862.)
- 1924 a. — Sur les connexions flagellaires des éléments flagellés. Centrosomes et mastigosomes. La cinétide, unité cineto-flagellaire. Cinétides simples et cinétides composées. (C. R. Soc. Biol. T. XCI, pp. 577-580.)
- 1924 b. CHATTON (E.) et WEILL (R.). Sur l'appareil flagellaire des Péridiniens et en particulier du *Polykrikos schwartzi* et ses relations avec l'appareil nucléaire. (C. R. Soc. Biol. T. XCI, pp. 580-583.)
1938. CLEVELAND (L.-R.). Longitudinal and Transverse Division in two closely related Flagellates. (Biol. Bull. Vol. LXXIV, pp. 1-40.)
1912. COLLIN (B.). Étude monographique sur les Acinédiens. II. Morphologie, Physiologie, Systématique. (Arch. Zool. exp. gén. Vol. LI, pp. 1-457.)
1923. COLLIN (R.). Action d'un mélange colorant sur un hydrogel (C. R. Soc. Biol. T. LXXXIX, p. 562.)

1924. — Action d'un mélange colorant sur un hydrogel. (*Ibid.* T. XCI, p. 793.)
1921. CUSHMAN (J. A.). Observations on living specimens of *Iridia diaphana*, a species of Foraminifera. (*Proc. U. S. Nat. Museum*. Vol LVII, pp. 153-158.)
1933. — Foraminifera. Their classification and economic use. 2d. edition. Sharon (Mass.).
1910. DANGEARD (P.-A.). Études sur le développement et la structure des organismes inférieurs. (*Le Botaniste*, Ser. XI, pp. 1-311.)
1937. — Mémoire sur le *Diffugia globulosa* Dujardin. (*Le Botaniste*, Ser. XXVIII, pp. 229-274.)
1935. DARLINGTON (C.-D.). *Ann. of Bot.* XLIX, 1935; cité d'après HOLLANDE 1937.
1936. — The internal mechanics of the chromosomes. V. Relational coiling of chromatids at mitosis. (*Cytologia*, Bd. VII, pp. 248-255.)
1937. — Recent advances in Cytology. Second edition. (J. et A. Churchill, London.)
1934. DEFLANDRE (G.). Sur la structure des flagelles. (*Annales de Protistologie*. Vol. IV, pp. 31-54.)
1910. DEHORNE (A.). Sur la coexistence de la division et d'une subdivision des chromosomes à l'état quiescent. (*C. R. Acad. Sc., Paris*. T. CLI.)
- 1911 a. — Recherches sur la division de la cellule. I. Le Duplicisme constant du chromosome somatique chez *Salamandra maculosa* et chez *Allium cepa*. (*Arch. f. Zell.* Bd. VI, pp. 613-639.)
- 1911 b. — Recherches sur la division de la cellule. II. Homéotypie et Hétérotypie chez les Annélides polychètes et les Trématodes. (*Arch. Zool. exp. gén.* [5]. Vol. IX, pp. 1-176.)
1925. DOBELL (C. C.). The life history and chromosome cycle of *Aggregata eberthi*. (*Parasitology*. Bd. XVII, pp. 1-136.)
1909. DOFLEIN (F.). Lehrbuch der Protozoenkunde. (Jena, G. Fischer.)
- 1928-1929. DOFLEIN (F.) et REICHENOW (E.). Lehrbuch der Protozoenkunde. (Jena, G. Fischer.)
1905. EARLAND (A.). The Foraminifera of the Shore Sand at Bognor, Sussex. (*Jour. Quekett. Micr. Club*. Vol IX, [2], pp. 187-232.)
1921. ENRIQUES (P.). Cariocinesi senza cromatina e centrosomi strani nei Radiolari. (*Arch. Ital. di Anat. e di Embriol.* Vol. XVIII Suppl., p. 461.)
1887. FLEMMING (W.). Neue Beiträge zur Kenntniss der Zellen. (*Arch. f. Mikrosk. Anat.* Bd. XXIX, pp. 389-463.)
- 1936 a. FÖYN (B.). Foraminiferstudien. I. Der Lebenszyklus von *Discorbina vilardeboana* d'Orbigny. (*Bergens Mus. Arbok* 1936. Naturv. rekke, N° 2, 22 p.)
- 1936 b. — Ueber die Kernverhältnisse der Foraminifer *Myxotheca arenilega* Schaudinn. (*Arch. für Protistenk.* Bd. LXXXVII, pp. 272-295.)
1927. FUJII (K.). Recent progress in cytology and its method of investigation. (En japonais.) (*Proc. Jap. Assoc. Adv. Sci.* Vol. II.)
1933. GALLOWAY (J.-J.). A Manual of Foraminifera. (Bloomington, Indiana.)
1935. GEITLER (L.). Der Spiralbau somatischer chromosomen. (*Zeits. Zell. Mikrosk. Anat.* Bd. XXIII, pp. 514-521.)
1926. GRASSÉ (P.). Contribution à l'étude des Flagellés parasites. (*Arch. Zool. exp. gén.* Vol. LXV, pp. 345-602.)

1884. GRÜBER (A.). Ueber Kern und Kernteilung bei den Protozoen. (*Zeitschr. für wiss. Zool.* Bd. XL, pp. 121-153.)
1909. HARTMANN (M.). Polyenergide Kerne. Studien über multiple Kernteilung und generative Chromidien bei Protozoen. (*Biol. Centrabl.* Bd. XXIX, pp. 481-487 et pp. 491-506.)
1911. — Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. (*Jena.*)
1934. HENBEST (L.-G.). A new term for the youthful stage of foraminiferal shells. (*Science*, N. Y., N. S. Vol. LXXIX, pp. 363-364.)
1915. HERON-ALLEN (E.). Contributions to the study of the bionomics and reproductive processes of the Foraminifera. (*Phil. Trans. Roy Soc. London*, Ser. B. Vol. CCVI, pp. 227-279.)
1930. — The further and final researches of J.-J. Lister upon the reproductive processes of *Polystomella crista*, L. (*Smithson. Misc. Coll.* Vol. LXXXII, pp. 1-11.)
1898. HERTWIG (R.). Ueber Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium Eichorni*. (*Abh. d. k. bayr. Acad. d. Wiss.* Bd. XIX.)
1902. — Die Protozoen und die Zelltheorie. (*Arch. für Protistenk.* Bd. I, pp. 1-40.)
1912. HIRSCH (E.). Die Entwicklungsgeschichte von *Saccamina*. (*Arch. für Protistenk.* Bd. XXVII, pp. 219-253.)
1925. HOFKER (J.). On heterogamy in Foraminifera. (*Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. Leiden* [2]. Vol. XIX, pp. 68-70.)
- 1930 a. — Foraminifera of the Siboga Expedition. (*Siboga Exped.* Part. II, pp. 79-170.)
- 1930 b. — Der Generationswechsel von *Rotalia beccarii* var. *flevensis* nov. var. (*Zeits. Zellf. Mikrosk. Anat.* Bd. XXIII, pp. 514-521.)
- 1930 c. — Die Fortpflanzung der Foraminiferen. (*Annales de Protistologie.* Vol. III, pp. 25-34.)
- 1930 d. — Notizen über die Foraminiferen des Golfes von Neapel. (*Pub. Staz. Zool. Napoli.* Vol. X, pp. 365-405.)
1931. — Preliminary note on a statistic statement of trimorphisme in *Biloculina sarsi*, Schlumberger. (*Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. Leiden* [3]. Vol. II, pp. 179-184.)
1934. HOLLANDE (A.-Ch.). Contribution à l'étude cytologique des microbes (*Coccus*, *Bacillus*, *Vibrio*, *Spirillum*, *Spirochaeta*). (*Arch. für Protistenk.* Bd. XCI, pp. 465-608.)
1937. — Les nucléosomes et l'organisation du noyau de la cellule. (*Arch. Zool. exp. gen.* Vol. LXXIX, pp. 317-380.)
1935. HOVASSE (R.). Deux péridiniens convergents : *Oodinium poucheti* (Lemm.), *Protoodinium chattoni* gen. nov. sp. nov. (*Bulletin Biologique Fr. et Belg.* T. LXIX, pp. 59-85.)
1913. HUTH (W.). Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassicolen. (*Arch. für Protistenk.* Bd. XXX, pp. 1-124.)

1907. ITERSON (G. van). Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen. Nebst Betrachtungen über den Schalenbau der Miliolinen. (G. Fischer, Jena.)
1926. JEPPI (M.). Contribution to the study of *Gromia oviformis* Dujardin. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, N. S. Vol. LXX, pp. 704-719.)
1935. KATO (K.) et IWATA (J.). Spiral structure of chromosomes in *Lilium*. (*Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp. Univ.*, Ser. B. Vol. X.)
1926. KAUFMANN (B.-P.). Chromosome structure and its relation to the chromosome cycle. I. Somatic mitoses in *Tradescantia pilosa* Lehm. (*Amer. Journ. Bot.* Vol. XIII, pp. 59-80.)
1934. KOFOID (C. A.). An interpretation of the conflicting views as to the life-cycle of the Foraminifera. (*Science N. Y.*, N. S. Vol. LXXIX, p. 436.)
- 1933-34. KUWADA (Y.) et NAKAMURA (I.). Behaviour of chromonemata in mitosis. (I. *Mem. Coll. Sc. Kyoto Imp. Univ.* Vol. IX. — II. *Cytology*. Bd. V. — III. *Mem. Coll. Sc. Kyoto Imp. Univ.* Vol. IX. — IV. *Cytology*. Bd. VI.)
1933. LACROIX (E.). Nouvelles recherches sur les spécimens méditerranéens de *Textularia sagittula* (DeFrance). (*Bull. Inst. Océan. Monaco*, N° 612.)
1901. LANG (A.). Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellosenthiere. (Lief II, Protozoa, Jena.)
1934. LE CALVEZ (J.). Embryons à cinq loges de *Planorbulina mediterranensis* d'Orb. et Trimorphisme de cette espèce. (*Bull. Soc. Zool. de France*. Vol. LIX, pp. 284-290.)
- 1935 a. — Sur quelques Foraminifères de Villefranche et de Banyuls. (*Arch. Zool. exp. gén.* Vol. LXXVII, N. R. 2, pp. 79-98.)
- 1935 b. — Flagellispores du Radiolaire *Cœlodendrum ramosissimum* (Haeckel). (*Ibid.*, pp. 99-103.)
- 1935 c. — Les gamètes de quelques Foraminifères. (*C. R. Acad. Sc. Paris*. T. CCI, pp. 1505-1507.)
- 1936 a. — Observations sur le genre *Iridia*. (*Arch. Zool. exp. gén.* Vol. LXXVIII, pp. 115-131.)
- 1936 b. — Modifications du test des Foraminifères pélagiques en rapport avec la reproduction : *Orbulina universa* d'Orb. et *Tretomphalus bulloides* d'Orb. (*Annales de Protistologie*. Vol. V, pp. 125-133.)
- 1937 a. — Processus schizogoniques chez le Foraminifère *Planorbulina mediterranensis* d'Orb. (*C. R. Acad. Sc. Paris*. T. CCIV, pp. 147-149.)
- 1937 b. — Les chromosomes spiraux de la première mitose schizogonique du Foraminifère *Patellina corrugata* Will. (*C. R. Acad. Sc. Paris*. T. CCV, pp. 1106-1108.)
1938. — Un Foraminifère géant *Bathysiphon filiformis* G. O. Sars. (*Arch. Zool. exp. gén.* Vol. LXXIX, N. R. pp. 82-88.)
1908. LÉGER (L.) et DUBOSCQ (O.). L'évolution schizogonique de *Aggregata* (*Eucoccidium*) *eberthi* (Labbé). (*Arch. für Protistenk.* Bd. XII, pp. 44-108.)
1909. — Études sur la sexualité chez les Grégarines. (*Arch. für Protistenk.* Bd. XVII, pp. 19-134.)

1894. LISTER (J.-J.). Contributions to the life-history of the Foraminifera. (*Proc. Roy. Soc.* Vol. LVI, pp. 155-160.)
1895. — Contributions to the life-history of the Foraminifera. (*Phil. Trans. Roy. Soc. London*, Ser. B. Vol CLXXVI, pp. 401-453.)
1903. — « Foraminifera » in E. RAY LANKESTER'S « *A Treatise on Zoology* ». (Pt. I, Fasc. 2, pp. 47-149.)
1910. LÜCKE (F.). *Saccammina sphaerica* M. Sars (Inaugural Dissertation, 49 p. Kiel.)
1925. LWOFF (A.). La sporogénèse chez une Gromie marine : *Gromia dujardini*. (*Glan. biol. Trav. Stat. Zool. Wimereux*. Vol. IX, pp. 140-145.)
1936. MAKINO (S.). The spiral structure of chromosomes in the meiotic divisions of *Podisma* (Orthoptera). (*Journ. Faculty Sc., Hokkaido Imp. Univ.*, Ser. VI, Zoology. Vol. V, No 1, pp. 29-40.)
1928. MARTENS (P.). Les structures nucléaires et chromosomiques dans la cellule vivante et dans la cellule fixée. (*Bull. Hist. appl.* T. V, pp. 229-252.)
1935. MATSUURA (H.). Chromosomes studies on *Trillium kamschaticum* Pall. I. The number of coils in the chromonema of the normal and abnormal meiotic chromosomes and its relation to the volume of chromosomes. (*Cytologia*, Vol. VI.)
1914. METCALF (M.-M.). Notes upon *Opalina*. (*Zool. Anz.* Bd. LXIV, pp. 533-541.)
1925. MILOJEVIC (B.-D.). Zur Entwicklungsgeschichte des *Gregarina cuneata* (F. St.) mit besonderer Berücksichtigung der Entstehung des Geschlechtskerns. (*Arch. für Protistenk.* Bd. XXII, pp. 20-55.)
1908. MOROFF (Th.). Die bei den Cephalopoden vorkommenden *Aggregata*. Arten als Grundlage einer Kritischen Studie über die Physiologie der Zellkerns. (*Arch. für Protistenk.* Bd. XI, pp. 1-224.)
1883. MUNIER-CHALMAS et SCHLUMBERGER (C.). Nouvelles observations sur le dimorphisme des Foraminifères. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, T. XCVI, pp. 862-866.)
1933. MYERS (E.-H.). Multiple tests in the Foraminifera. (*Proc. Nat. Acad. Sc.* Vol. XIX, pp. 893-899.)
1934. — The life-history of *Patellina corrugata*, a Foraminifera. (Sciences N. Y., N. S. Vol. LXXIX, pp. 436.)
- 1935 a. — The life-history of *Patellina corrugata* Williamson. A Foraminifer. (*Scripps Inst. fo Ocean.*, *Bull. Tech. Ser.* Vol III, pp. 355-392.)
- 1935 b. — Morphogenesis of the test and the biological significance of dimorphism in the Foraminifer *Patellina corrugata* Williamson. (*Ibid.*, pp. 393-404.)
1936. — The life-cycle of *Spirillina vivipara* Ehrenberg, with Notes on Morphogenesis Systematics and Distribution of the Foraminifera. (*Journ. Roy. Micr. Soc.* Vol. LVI, pp. 120-146.)
1932. NEBEL (B.-R.). Chromosome structure in *Tradescantia*. I. Methods and morphology. (*Zeitschr. f. Zells u. mikro. Anat.* Bd. XVI, pp. 251-284.)
1907. PENARD (E.). Recherches biologiques sur deux *Lieberkühnia*. (*Arch. für Protistenk.* Bd. VIII, pp. 225-258.)

1937. PÄTAU (K.). Sat-chromosom und Spiralstruktur der Chromosomen der extra-kapsulären Körper (*Merodinium* sp.) von *Collozoum inerme* Müller. (*Cytologia*, Fujii-Jubiläumsband, pp. 667-680.)
1928. REICHENOW (E.). Ergebnisse mit der Nuclealfärbung bei Protozoen. (*Arch. für Protistenk.* Bd. LXI, pp. 144-166.)
1894. RHUMBLER (L.). Beiträge zur Kenntniss der Rhizopoden. II. *Saccamina sphaerica* M. Sars. (*Zeit. f. wiss. Zool.* Bd. LVII, pp. 433-615.)
1902. — Die Doppelschalen von *Orbitolites* und anderer Foraminiferen. (*Arch. für Protistenk.* Bd. I, pp. 193-296.)
1905. — Mitteilungen über Foraminiferen. (*Verh. Deutsch. Zool. Ges.* Bd. XV, pp. 97-106.)
1911. — Die Foraminiferen (Thalamophoren) der Plankton-Expedition. I. Die allgemeinen Organisationsverhältnisse der Foraminiferen. (*Plankton-Expedition.* Bd. III, L. c.)
1932. SAEDELEER (H. DE). Recherches sur les pseudopodes des Rhizopodes testacés. (*Arch. Zool. exp. gen.* T. LXXIV, pp. 597-626.)
1934. — Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden: morphologie and systematische Untersuchungen und ein Klassifikationsversuch. (*Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique*, N° LX, pp. 1-99.)
1893. SCHAUDINN (F.). *Myxotheca arenilega*, n. g. n. sp., Ein neuer mariner Rhizopode. (*Fritz Schaudinn's Arbeiten*, pp. 31-40.)
- 1894 a. — Die Fortpflanzung des Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung. (*Ibid.*, pp. 41-44.)
- 1894 b. — Ueber die systematische Stellung und Fortpflanzung von *Hyalopus* (*Gromia dujardini* Schultze). (*Ibid.*, pp. 45-49.)
- 1895 a. — Ueber den Dimorphismus der Foraminiferen. (*Ibid.*, pp. 57-62.)
- 1895 b. — Untersuchungen an Foraminiferen. I. *Calcituba polymorpha*. (*Ibid.*, pp. 1-30.)
- 1895 c. — Ueber Plastogamie bei Foraminiferen. (*Ibid.*, pp. 108-114.)
1899. — Untersuchungen über den Generationswechsel von *Trichosphaerium Sieboldi* Schn. (*Ibid.*, pp. 150-207.)
1903. — Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. (*Ibid.*, pp. 496-521.)
1907. SCHELLACK (C.). Ueber die Entwicklung und Fortpflanzung von *Echinomera hispida* (A. Schn.). (*Arch. für Protistenk.* Bd. IX, pp. 297-345.)
1926. SCHIEWIAKOFF (W.). Monographie die Acantharia des Golfes von Neapel. (*Fauna e Flora del Golfo di Napoli*, M. 37.)
1890. SCHLUMBERGER (C.). Note sur l'*Adelosina polygonia*. (*Bull. Soc. Zool. de France.* Vol. XV, pp. 139-146.)
1891. — Révision des biloculines des grands fonds. (*Mem. Soc. Zool. de France.* Vol. IV, pp. 155-191.)
1929. SHARP (L.-W.). Structure of large somatic Chromosomes. (*Bot. Gaz.* Vol. LXXXVIII, pp. 349-382.)
1935. SHIMAKURA (K.). The structure of bivalent chromosomes in Acridiidae, with a review of the methods of investigation. (*Jap. Journ. Genet.* Vol. XI.

1935. TAN SIN HOK (I.). Zur Theorie des Trimorphismus und zum Initial-polymorphismus der Foraminiferen. (*Natuurk. Tijdschr. Ned. Indië*. Bd. XCV, pp. 171-188.)
1912. VEJDovsky (F.). Zum Problem der Vererbungsträg Kön. böhm. (*Gesell. Wiss. Prag*. Bd. CLXXXIV.)
1933. VOLKONSKY (M.). Digestion intracellulaire et accumulation des colorants acides (Étude cytologique des cellules sanguines des Sipunculidés). (*Bull. biol. France et Belg.* Vol. LXVII, pp. 135-275.)
1933. WADA (B.). Microdissection der Chromosomen von *Tradescantia reflexa*. (*Cytologia*. Vol. IV.)
1905. WAHLKAMPF (E.). Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Amœba limax* einschliesslich der Züchtung auf künstlichen Nährböden. (*Arch. für Protistenk.* Bd. V, pp. 167-220.)
1907. Winter (F.-W.). Untersuchung über *Peneroplis pertusus*. (*Arch. für Protistenk.* Bd. X, pp. 1-114.)
1861. WRIGHT (S.). On the Reproductive Element of the *Rhizopoda*. (*Ann. and Mag. of Nat. History*. Vol. VII [3], pp. 360-362.)
1909. ZUELZER (M.). Bau und Entwicklung von *Wagnerella borealis*. (*Arch. für Protistenk.* Bd. XVII, pp. 135-202.)

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE II

Iridia lucida

- FIG. 1. Noyau végétatif. $\times 700$.
- FIG. 2. Mitose schizogonique : début de l'anaphase. $\times 1000$.
- FIG. 3. Mitose schizogonique : fin de l'anaphase. $\times 1000$.
- FIG. 4. Mitose schizogonique : reconstitution du noyau-fils. $\times 1000$.
- FIG. 5. Mitose schizogonique : interphase. $\times 1000$.
- FIG. 6. Fin de la schizogonie. Embryons en voie d'achèvement réunis par une masse commune d'ectoplasme. $\times 500$.
- FIG. 7. Noyau mûr de gamonte; bourgeonnement des endosomes, disparition de la couche externe de la membrane et gonflement de la masse nucléaire. $\times 700$.
- FIG. 8. Gamogonie : début de l'allongement du noyau (première minute après le déclenchement de la caryolyse). $\times 300$.
- FIG. 9. Gamogonie : lacération du noyau (dixième minute après le déclenchement de la caryolyse); disparition de la membrane, début de la dissémination des endosomes. $\times 350$.
- FIG. 10. Gamogonie : coupe totale d'un gamonte après la disparition du noyau. Résolution des derniers paquets d'endosomes. Localisation corticale de cytoplasme colorable. $\times 150$.
- FIG. 11. Gamogonie : micronoyau de reconstitution près d'un amas résiduel du noyau végétatif. $\times 2000$.

1 à 9, Bouvin, H. F. — 10 et 11, Susa, H. F.

PLANCHE III

Iridia lucida

- FIG. 12. Noyau secondaire d'un gamonte fixé 4 h. 30 après le déclenchement de la caryolyse : interphase. $\times 3500$.
- FIG. 13. Noyau secondaire d'un gamonte fixé 4 h. 30 après le déclenchement de la caryolyse : prophase précoce. $\times 3500$.
- FIG. 14. Noyau secondaire d'un gamonte fixé 4 h. 30 après le déclenchement de la caryolyse : fin de la prophase. $\times 3500$.
- FIG. 15. Noyau secondaire d'un gamonte fixé 4 h. 30 après le déclenchement de la caryolyse : prométaphase, polarité de l'amas chromosomien. $\times 3500$.
- FIG. 16. Noyau secondaire d'un gamonte fixé 4 h. 30 après le déclenchement de la caryolyse : métaphase, extension du fuseau latéral. $\times 3500$.

- FIG. 17. Noyau secondaire d'un gamonte fixé 4 h. 30 après le déclenchement de la caryolyse : début de l'anaphase; les chromosomes-fils sont presque entièrement séparés. $\times 3500$.
- FIG. 18. Noyau secondaire d'un gamonte fixé 4 h. 30 après le déclenchement de la caryolyse : vue polaire d'une anaphase montrant les six chromosomes en V. $\times 3500$.
- FIG. 19. Noyau secondaire d'un gamonte fixé 4 h. 30 après le déclenchement de la caryolyse : suite de l'anaphase. $\times 3500$.
- FIG. 20. Noyau secondaire d'un gamonte fixé 4 h. 30 après le déclenchement de la caryolyse : fin de l'anaphase; la mitose est devenue symétrique. $\times 3500$.
- FIG. 21. Noyau secondaire d'un gamonte fixé 4 h. 30 après le déclenchement de la caryolyse : télophase, étirement maximum de la mitose. $\times 3500$.
- FIG. 22. Noyau secondaire d'un gamonte fixé 4 h. 30 après le déclenchement de la caryolyse : isolement d'un noyau-fils. $\times 3500$.
- FIG. 23. Noyau secondaire d'un gamonte fixé 4 h. 30 après le déclenchement de la caryolyse : retour du noyau à la forme sphérique; émiettement des chromosomes. $\times 3500$.
- FIG. 24. Noyau secondaire d'un gamonte fixé 8 heures après le déclenchement de la caryolyse : anaphase parfaitement symétrique. $\times 3500$.
- FIG. 25. Noyau secondaire d'un gamonte fixé 8 heures après le déclenchement de la caryolyse : fin d'anaphase; les branches chromosomiales se rapprochent. $\times 3500$.
- FIG. 26. Divers aspects des noyaux secondaires d'un individu fixé 10 heures après le déclenchement de la caryolyse. Les chromosomes paraissent massifs. $\times 3500$.
- FIG. 27. Divers aspects des noyaux secondaires d'un individu fixé 22 heures après le déclenchement de la caryolyse. Apparition des masses polaires centrosomiales. $\times 4000$.
- FIG. 28. Noyaux secondaires d'un individu fixé environ 24 heures après le déclenchement de la caryolyse. Les chromosomes ne sont plus visibles, on suit seulement la division des masses centrosomiales. $\times 4000$.
- FIG. 29. Gamétocytes : premier indice d'une poussée flagellaire à partir du centrosome. (Frottis effectué 26 heures après le déclenchement de la caryolyse.) $\times 5000$.
- FIG. 30. Gamétocytes mononucléés présentant leur cinétide en division, desmose reliant les blépharoplastes : a, étirement exagéré dû au traitement; b, aspect normal. $\times 5000$.
- FIG. 31. Gamétocytes mononucléés : stades postérieurs. Disparition de la desmose. $\times 5000$.
- FIG. 32. Gamétocytes binucléés : a, « quadrature »; b, opposition des noyaux et des sphérules graisseuses. $\times 5000$.
- FIG. 33. Gamète. $\times 5000$.
- FIG. 34. Gamète : mastigonème visible à l'extrémité des flagelles. $\times 5000$.
- FIG. 35. Copulation des gamètes : a, accollement par la zone d'insertion des flagelles; b, tassement des gamètes l'un sur l'autre; c, fusion des cytoplasmes. $\times 5000$.
- 12 à 25 Susa, H. F. — 26 à 28 Bouin, H. F. — 29 à 35 frottis, vap. osm., H. F., sauf 34 fuchsine picrique d'Altmann.

PLANCHE IV

Planorbulina mediterraneensis

- FIG. 36. Loges VIII, IX, X, XI, d'un schizonte microsphérique de petite taille; petits noyaux en division. $\times 900$.
- FIG. 37. Dernière division schizogonique (mitose?); région moyenne d'un schizonte microsphérique de grande taille. $\times 850$.
- FIG. 38. Deux noyaux fils vis-à-vis après la dernière division schizogonique; région submarginale d'un schizonte "microsphérique de grande taille. $\times 850$.
- FIG. 39. Noyau dans les loges marginales d'un schizonte microsphérique à maturité, calotte nucléolaire caverneuse. $\times 850$.
- FIG. 40. Noyau d'un schizonte microsphérique à l'approche de la schizogonie; effritement de la calotte nucléolaire. $\times 850$.
- FIG. 41. Noyau d'un schizonte microsphérique dont le cytoplasme présentait la précipitation caractéristique annonçant la schizogonie. Petit amas plastinien moruliforme. $\times 850$.
- FIG. 42. Embryon préparant la construction de la seconde loge au sein du plasma précipité d'un schizonte microsphérique. Taille minimum du noyau. $\times 760$.
- FIG. 43. Embryon construisant sa troisième loge, bourgeonnement de l'endoplasme embryonnaire dans la seconde chambre; le noyau plus gros présente ses endosomes en chapelets. $\times 760$.
- FIG. 44. Embryon adulte à sa sortie du test maternel. $\times 550$.
- FIG. 45. Noyau d'un gamonte jeune, passant d'une chambre dans l'autre et laissant échapper de la substance nucléaire dans le cytoplasme environnant. $\times 650$.
- FIG. 46. Noyau presque complètement dégénéré dans la huitième loge d'un gamonte adulte, traînées colorées dans le cytoplasme. $\times 650$.
- FIG. 47. Cordons de « cytoplasme germinatif » apparus dans le plasma du gamonte après la disparition du noyau. $\times 1500$.
- FIG. 48. Manifestation des premiers noyaux secondaires au sein du cytoplasme germinatif; noyaux vésiculeux avec un ou deux « centrosomes » $\times 1500$.
- FIG. 49. Divers aspects des premières mitoses gamogoniques; chromosomes irréguliers fusionnés aux pôles. $\times 4000$.
- FIG. 50. Aspect d'un animal vers la fin de la gamogonie; loges bourrées de petits noyaux pycnotiques. $\times 1000$.
- FIG. 51. Gamètes : a, in vivo; b, en frottis coloré. $\times 5000$.
- 36 à 50 Zenker, H. F., éosine, sauf 42 et 43 Bouin, H. F. éosine; 51 vap. osm., H. F.

PLANCHE V
Patellina corrugata

- FIG. 52. Deux noyaux d'un schizonte avant la sortie de celui-ci d'un kyste de plastogamie. $\times 1500$.
 FIG. 53. Un des quatre noyaux d'un schizonte de grande taille; chromatine en filaments enchevêtrés. $\times 1500$.
 FIG. 54. Première mitose schizogonique : aube de la prophase; fissuration des chromosomes. $\times 1500$.
 FIG. 55. Première mitose schizogonique : prophase, chromosomes-fils disjoints. $\times 1500$.
 FIG. 56. Première mitose schizogonique : prométaphase, fuseau latéral, concentration des chromosomes au centre du noyau. $\times 1500$.
 FIG. 57. Première mitose schizogonique : métaphase, mitose symétrique; début d'ascension des étranglements d'insertion; dicentrie des pôles. $\times 1500$.
 FIG. 58. Première mitose schizogonique : anaphase; déroulement des chromosomes-fils. $\times 1500$.
 FIG. 59. Première mitose schizogonique : fin de l'anaphase, détorsion des chromatides. $\times 1500$.
 FIG. 60. Première mitose schizogonique : étirement du noyau, disparition des centrosomes et du fuseau. $\times 1500$.
 FIG. 61. Seconde mitose schizogonique : prométaphase succédant d'emblée à la séparation des noyaux-fils; fuseau latéral. $\times 2000$.
 FIG. 62. Seconde mitose schizogonique : métaphase, mitose symétrique, enchevêtrement des chromosomes au centre du noyau. $\times 2000$.
 FIG. 63. Seconde mitose schizogonique : noyaux-fils séparés, calotte de chromosomes. $\times 2000$.
 FIG. 64. Seconde mitose schizogonique : ascension des chromosomes après la séparation des noyaux-fils. $\times 2000$.
 FIG. 65. Fin de la seconde mitose schizogonique : retour au repos, désintégration des chromosomes (stade correspondant à la sortie du protoplasme dans la dépression sous-ombilicale). $\times 2000$.
 FIG. 66. Apparition de la loge initiale des futurs gamontes; gonflement du caryoplasme et pulvérisation de la chromatine. $\times 1500$.
 FIG. 67. Coupe transversale de la loge initiale d'un jeune gamonte à sa sortie du kyste de schizogonie. $\times 1500$.
 52 à 67, Bouin, H. F., éosine.

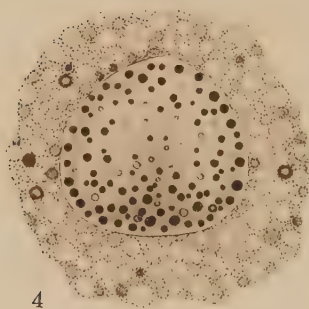
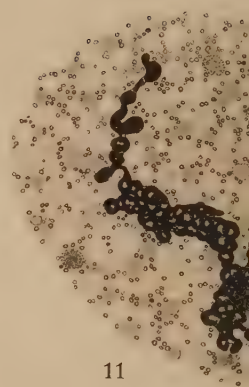
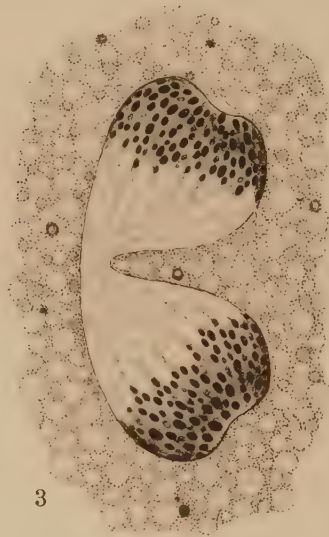
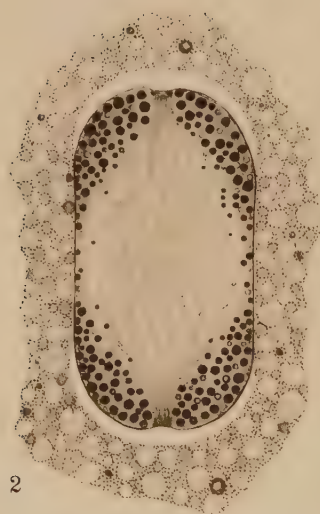
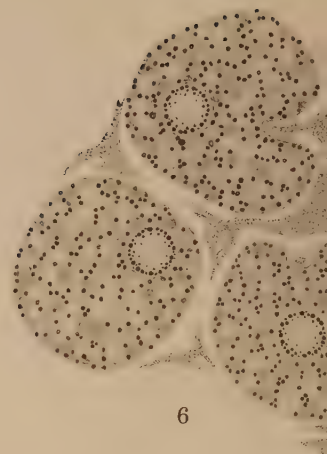
PLANCHE VI

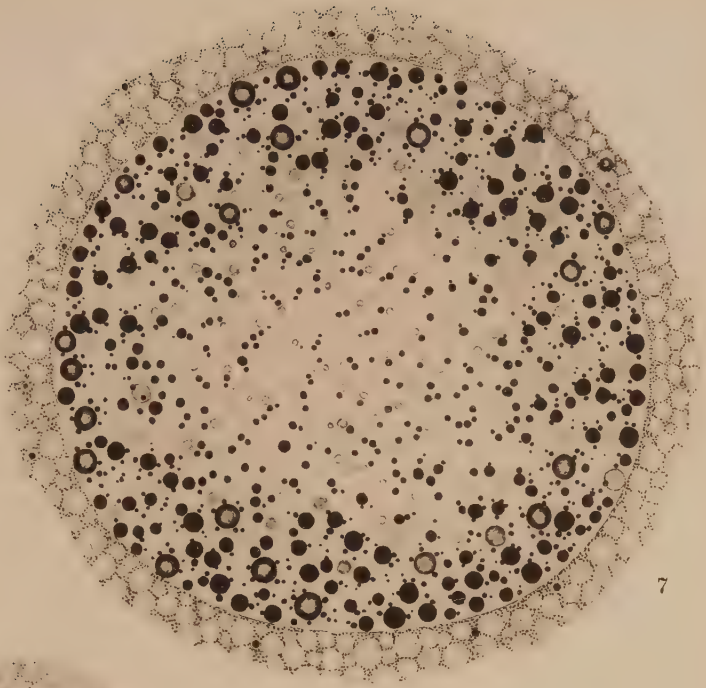
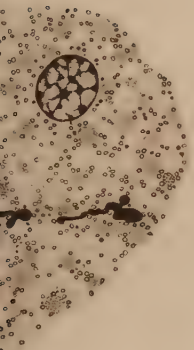
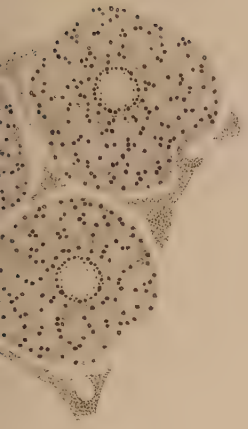
- FIG. 68. *Webbinella hemispherica* : noyau d'un grand individu. Formation spirémateuse dans la région centrale. Bouin, Mann, $\times 650$.
 FIG. 69. *Orbulina universa* : coupe transversale de la loge contenant le noyau; substance nucléolaire concentrée à l'un des pôles. Bouin, H. F., éosine, $\times 800$.
 FIG. 70. *Polystomella crispa* : noyaux minimes d'un schizonte prêt à expulser son sarcode (stade de halo pseudopodial). Bouin, H. F., éosine, $\times 450$.
 FIG. 71. *Polystomella crispa* : Lobulation des embryons. Bouin, H. F., éosine, $\times 450$.
 FIG. 72. *Polystomella crispa* : embryons formant leur seconde loge au sein de la masse résiduelle de l'ectoplasme maternel. Bouin, H. F., éosine, $\times 450$.
 FIG. 73. *Polystomella crispa* : embryon adulte à sa libération; apparition des traînées de « chromidium » dans le cytoplasme de la première loge. Bouin, H. F., éosine, $\times 450$.
 FIG. 74. *Nubecularia lucifuga* : lobulation des embryons et formation de la bouche embryonnaire. Zeuker, H. F., éosine, $\times 400$.
 FIG. 75. *Nubecularia lucifuga* : embryons sub-adultes prêts à sortir du test maternel. Zeuker, H. F., éosine, $\times 400$.
 FIG. 76. *Webbinella crassa* : gamètes, Mastigonème visible à l'extrémité des flagelles. $\times 3000$.
 FIG. 77. *Triloculina rotunda* : gamètes avec formations axostylaires. $\times 5000$.
 FIG. 78. *Acanthometra pellucida* : gamétocyte mononucléé présentant sa cinétide en division; desmose reliant les deux blépharoplastes. $\times 5000$.
 FIG. 79. *Acanthometra pellucida* : gamétocyte mononucléé; stade postérieur disparition de la desmose. $\times 5000$.
 FIG. 80. *Acanthometra pellucida* : gamétocyte binucléé. $\times 5000$.
 FIG. 81. *Acanthometra pellucida* : gamète. $\times 5000$.
 FIG. 82. *Xiphacantha alata* : gamétocyte mononucléé après la disparition de la desmose. $\times 5000$.
 FIG. 83. *Xiphacantha alata* : gamète. $\times 5000$.
 FIG. 84. *Gromia oviformis* (= *dujardini*) : gamétocyte mononucléé; noyau énorme occupant tout un pôle; deux inclusions graisseuses. $\times 4000$.
 FIG. 85. *Gromia oviformis* (= *dujardini*) : gamétocyte binucléé juste après la division du noyau. $\times 4000$.
 FIG. 86. *Gromia oviformis* (= *dujardini*) : gamétocyte binucléé, éloignement des noyaux préparant la division du cytoplasme. $\times 4000$.
 FIG. 87. *Gromia oviformis* (= *dujardini*) : gamète. $\times 4000$.
 FIG. 88. *Gromia oviformis* (= *dujardini*) : gamétocyte mononucléé éclaté. Stade très jeune montrant la division du globe graisseux et le doublement du blépharoplaste. $\times 4000$.
 FIG. 89. *Gromia oviformis* (= *dujardini*) : gamétocyte mononucléé éclaté. Desmose reliant les deux blépharoplastes. $\times 4000$.
 FIG. 90. *Gromia oviformis* (= *dujardini*) : gamète éclaté. $\times 4000$.
 76 à 90 Jottis, vap. osm., H. F.

PLANCHE VII

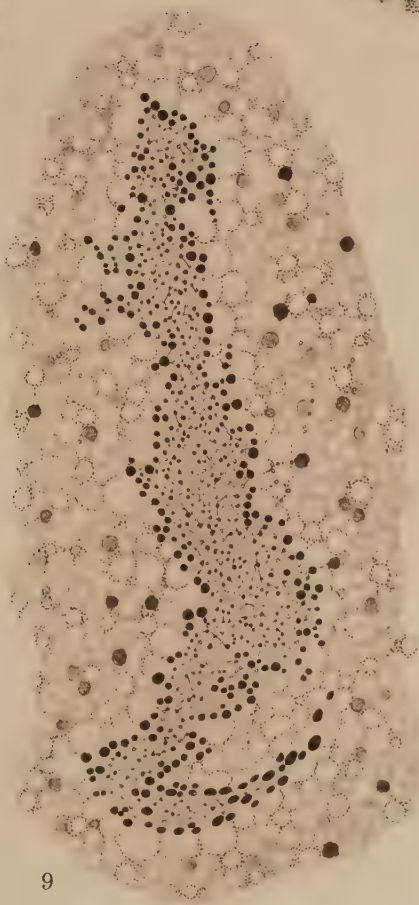
- FIG. 91. *Iridia lucida* : grains lipoidiques dans le cytoplasma d'un gamonte en caryolyse. Coupe, Champy-Altmann, $\times 1800$.
 FIG. 92. *Iridia lucida* : pulvérisation des grains lipoidiques pendant la multiplication des noyaux secondaires. Coupe, Champy, Altmann, $\times 1800$.

- FIG. 93. *Iridia lucida* : lobulation des gamétocytes; groupement des grains lipoidiques en une inclusion unique. Coupe, Champy, Altmann, $\times 1800$.
- FIG. 94. *Planorbulina mediterraneensis* : embryon adulte à sa sortie du test maternel; microsomes près des forams, Feulgen, vert-lumière, $\times 550$.
- FIG. 95. *Iridia diaphana* : un des huit noyaux d'un schizonte en reproduction; interphase. Bouin, Mann, $\times 1300$.
- FIG. 96. *Patellina corrugata* : un des quatre noyaux d'un schizonte à la période végétative. San-Felice, Feulgen vert-lumière, $\times 1500$.
- FIG. 97. *Globigerina bulloides* : coupe de la loge contenant le noyau; inclusions digestives et xanthelles symbiotes dans le cytoplasme. Bouin, Mann, $\times 1000$.
- FIG. 98. *Polystomella crispa* : jeune gamonte à trois loges; caryoplasme éosinophile, amas basophile para-nucléaire. Bouin, H. F. éosine, $\times 600$.

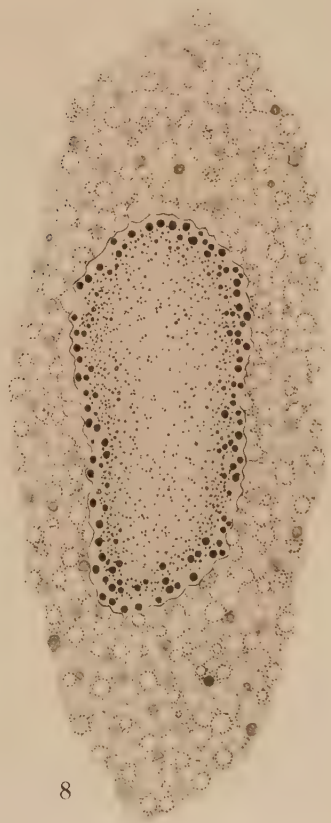




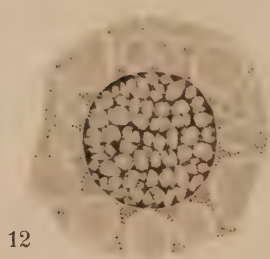
7



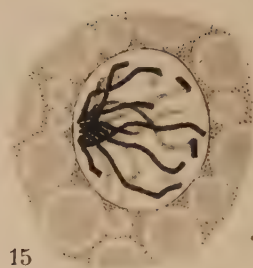
9



8



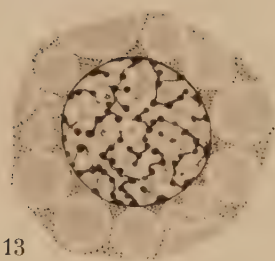
12



15



16



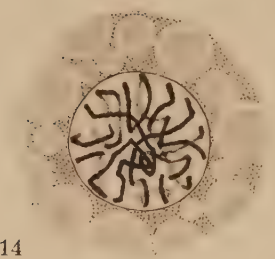
13



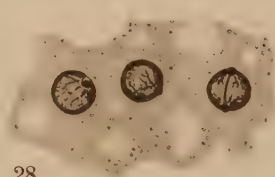
18



21



14



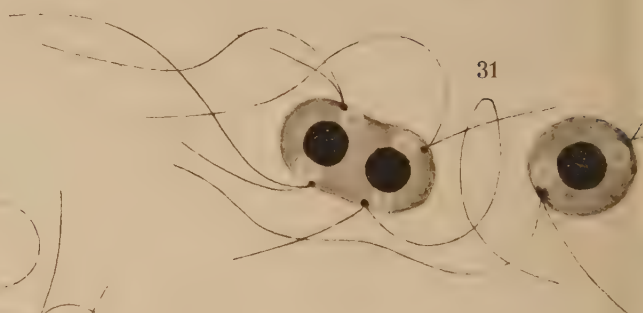
28



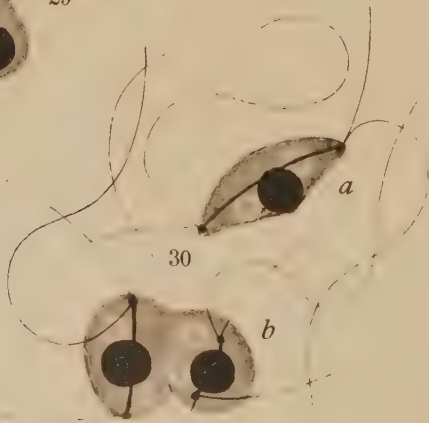
27



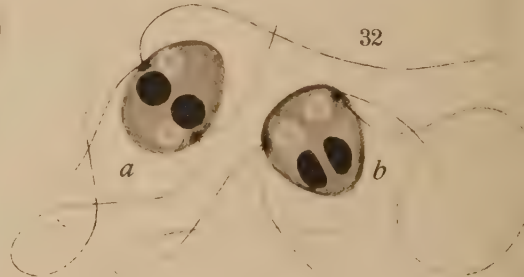
29



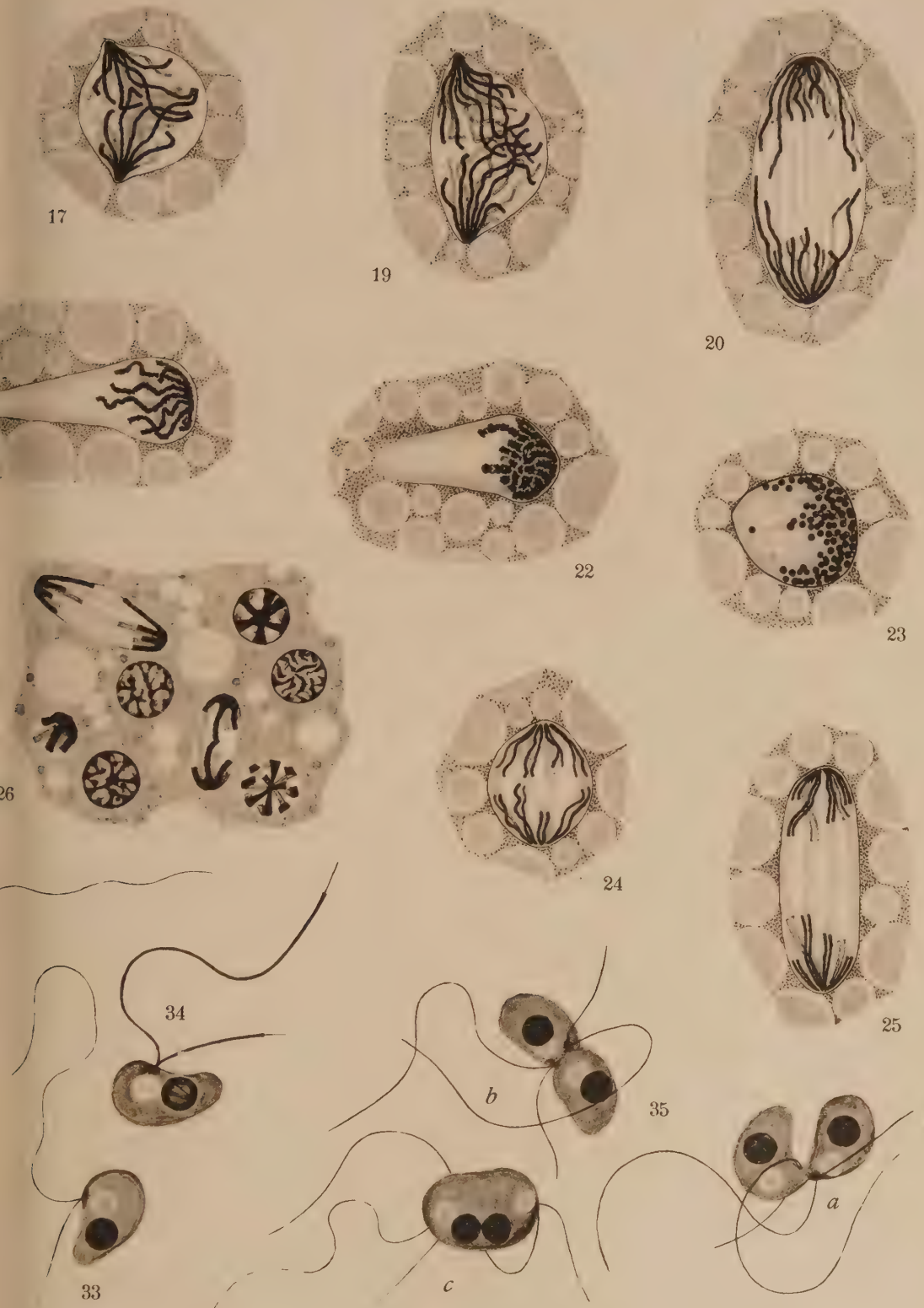
31

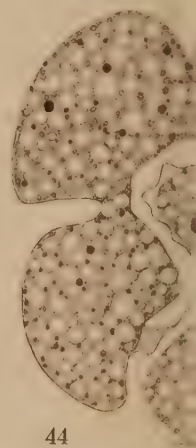
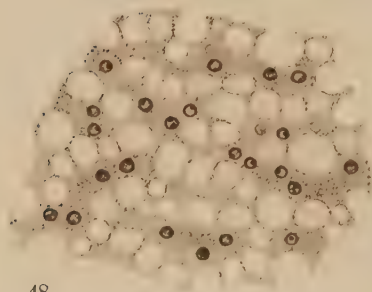
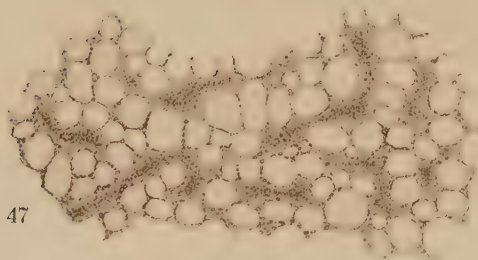
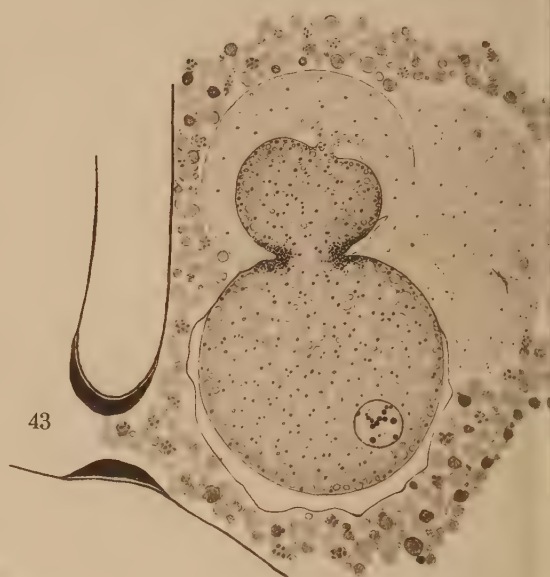
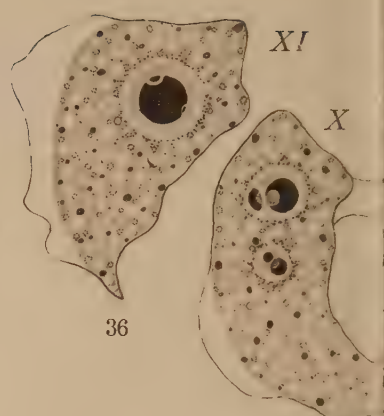
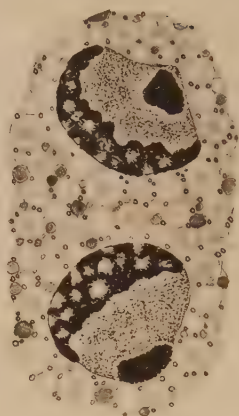
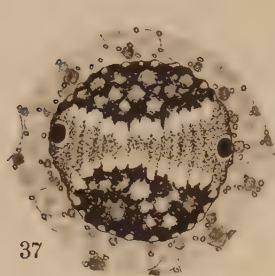


30

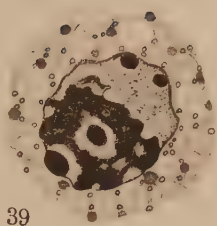
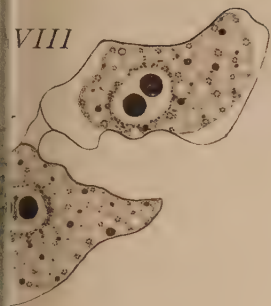


32

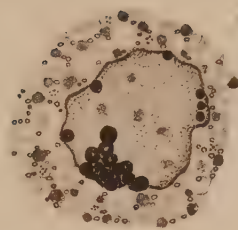




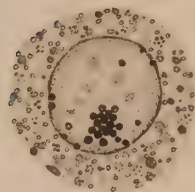
VIII



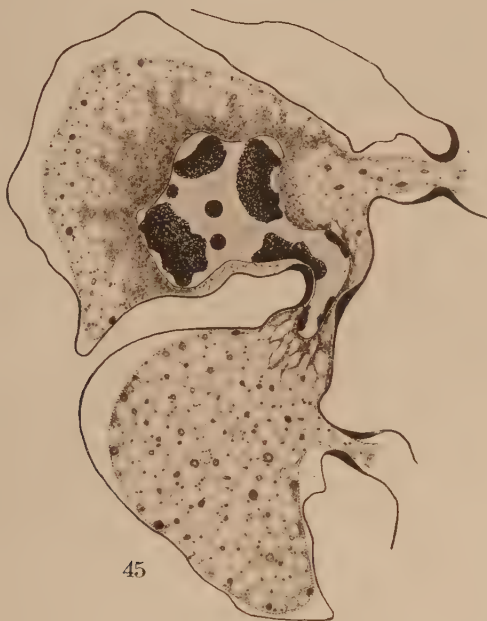
39



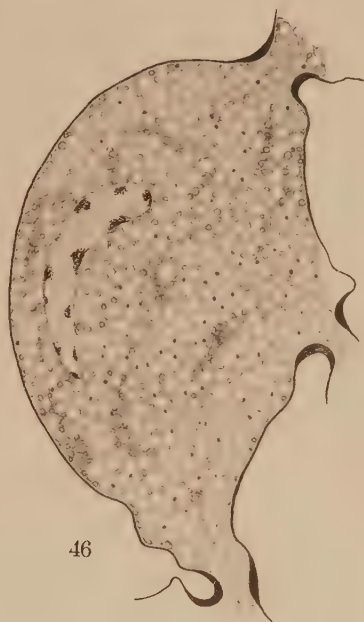
40



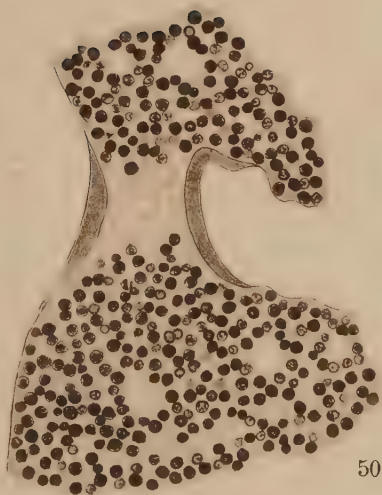
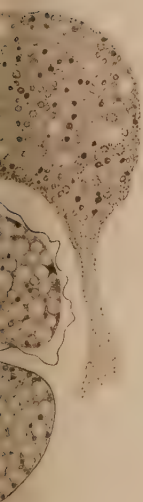
41



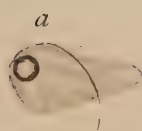
45



46



50

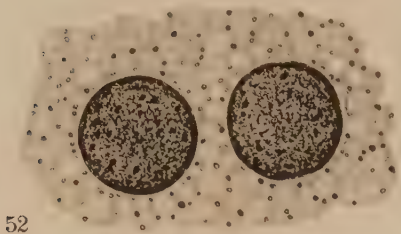


a

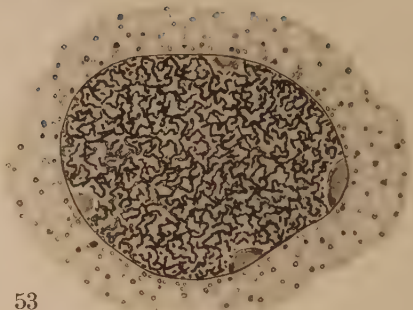
51



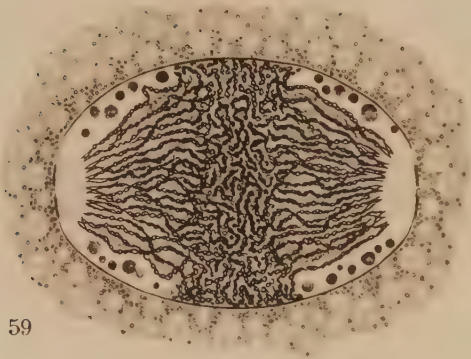
b



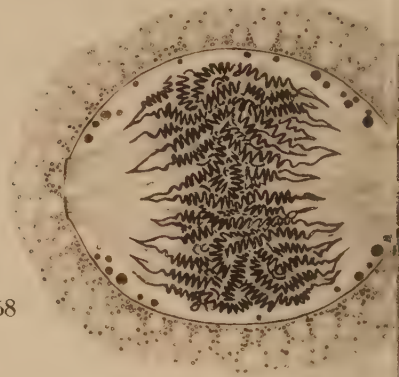
52



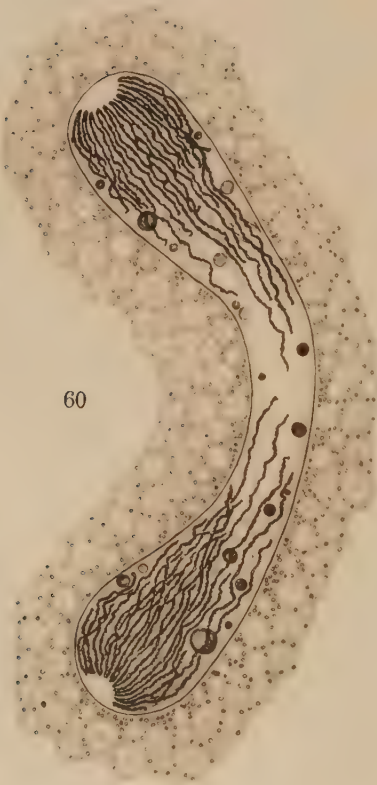
53



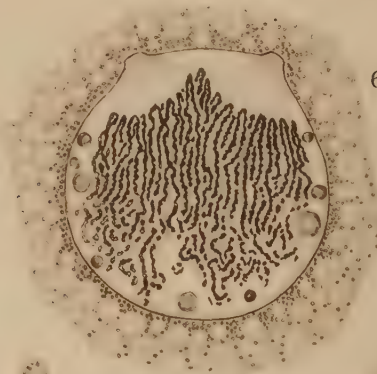
59



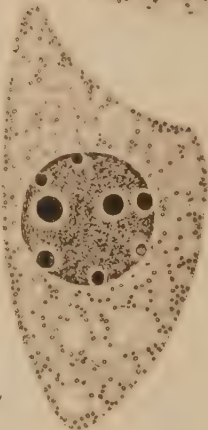
58



60



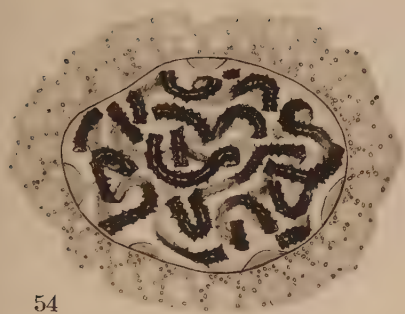
61



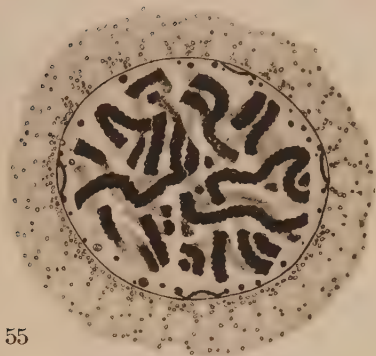
67



66



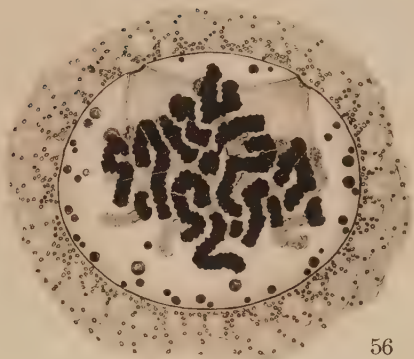
54



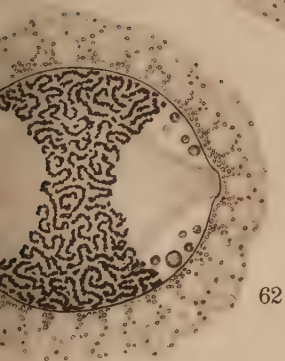
55



57



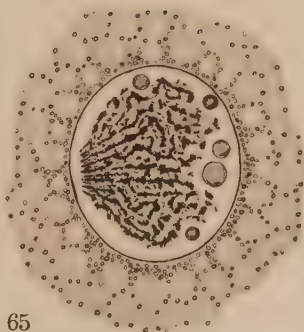
56



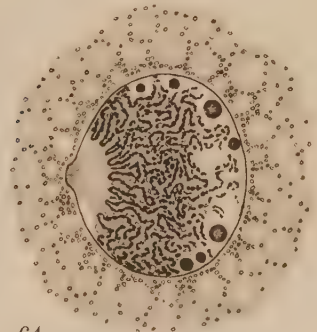
62



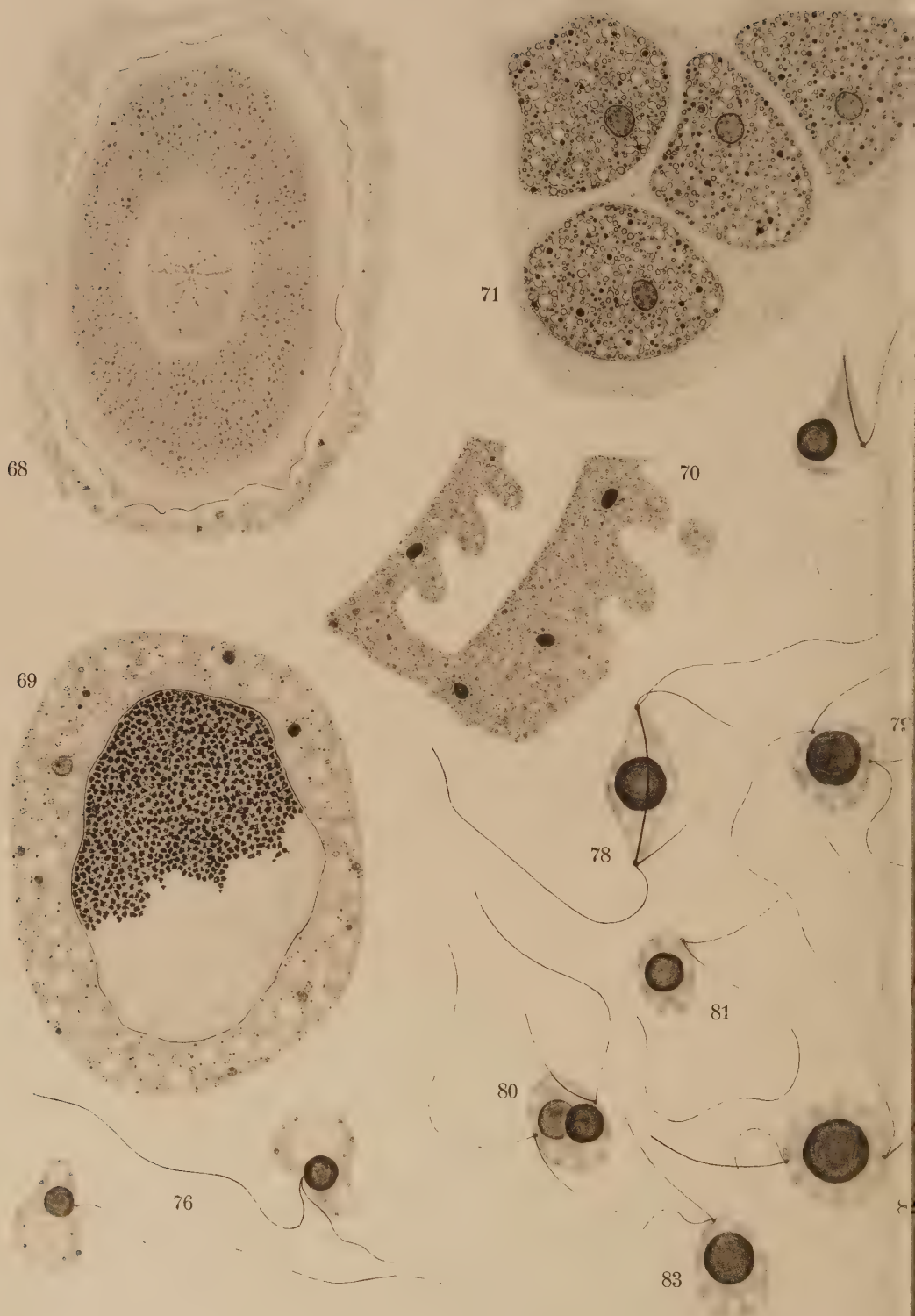
63

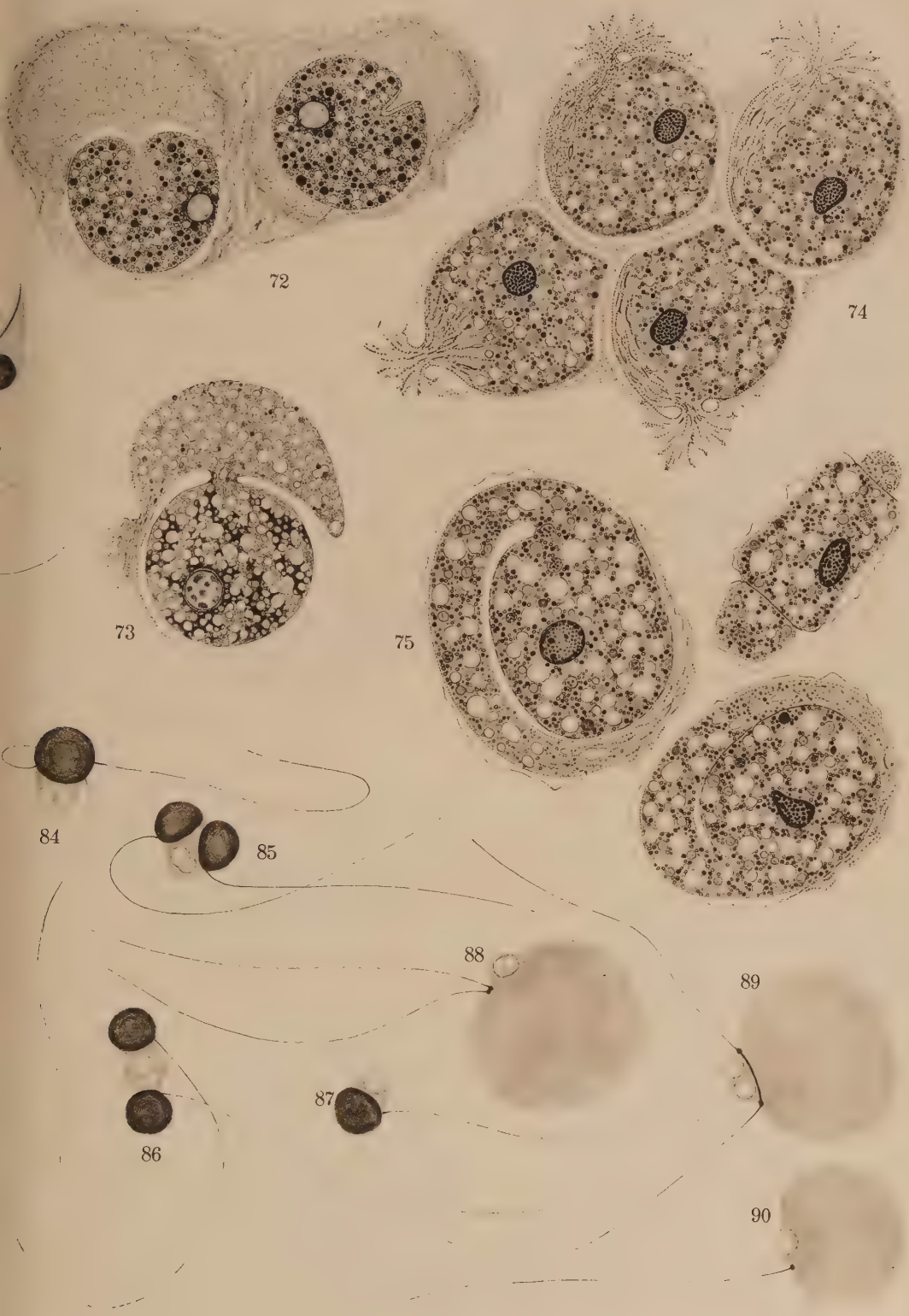


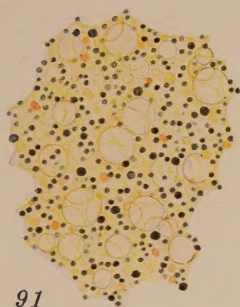
65



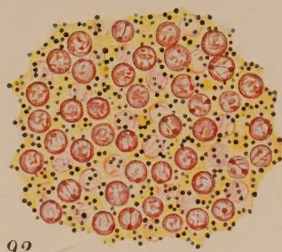
64



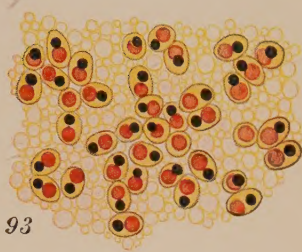




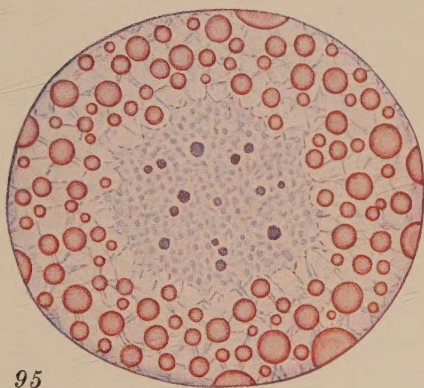
91



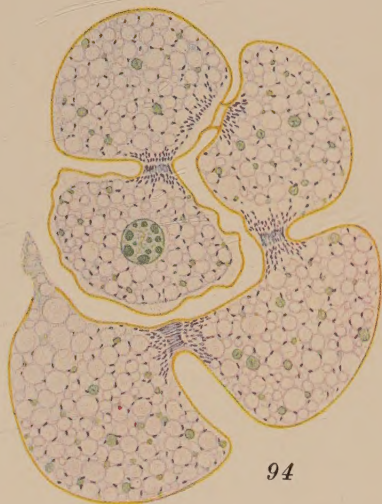
92



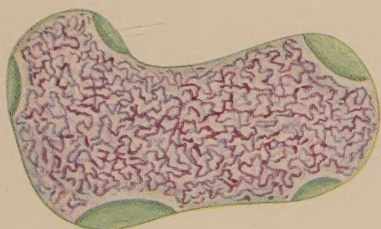
93



95



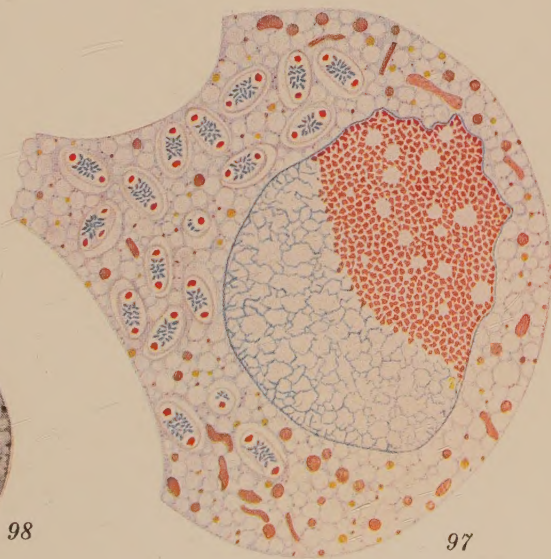
94



96



98



97

